

***Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária
Embrapa Florestas
Ministério da Agricultura, Pecuária e Abastecimento***

Documentos 152

Efeitos da Fragmentação Florestal sobre o Sistema de Reprodução e a Imigração de Sementes em Remanescentes Populacionais de *Euterpe edulis* Martius

Carlos Eduardo Sícoli Seoane

Embrapa Florestas
Colombo, PR
2007

Exemplares desta publicação podem ser adquiridos na:

Embrapa Florestas

Estrada da Ribeira, Km 111, CP 319

83411 000 - Colombo, PR - Brasil

Fone/Fax: (41) 3675 5600

www.cnpf.embrapa.br

sac@cnpf.embrapa.br

Comitê de Publicações da Unidade

Presidente: Luiz Roberto Graça

Secretária-Executiva: Elisabete Marques Oaida

Membros: Álvaro Figueredo dos Santos, Edilson Batista de Oliveira,
Honorino Roque Rodigheri, Ivar Wendling, Maria Augusta Doetzer Rosot,
Patrícia Póvoa de Mattos, Sandra Bos Mikich, Sérgio Ahrens

Supervisão editorial: Luiz Roberto Graça

Revisão de texto: Mauro Marcelo Berté

Normalização bibliográfica: Elizabeth Câmara Trevisan, Lidia Woronkoff

Editoração eletrônica: Mauro Marcelo Berté

Foto da capa: Joel Bartalini

1ª edição

1ª impressão (2007): sob demanda

Todos os direitos reservados

A reprodução não-autorizada desta publicação, no todo ou em parte,
constitui violação dos direitos autorais (Lei no 9.610).

Dados Internacionais de Catalogação na Publicação (CIP)
Embrapa Florestas

Seoane, Carlos Eduardo Sícoli.

Efeitos da fragmentação florestal sobre o sistema de reprodução e a
imigração de sementes em remanescentes populacionais *de Euterpe*
edulis Martius. [recurso eletrônico] / Carlos Eduardo Sícoli Seoane. -
Dados eletrônicos. - Colombo : Embrapa Florestas, 2007.

1 CD-ROM. - (Documentos / Embrapa Florestas, ISSN 1679-2599 ;
152)

1. *Euterpe edulis* – Conservação. 2. Conservação da natureza. 3.
Floresta tropical. 4. Fragmentação florestal. I. Título. II. Série.

CDD 584.5 (21. ed.)

© Embrapa 2007

Autor

Carlos Eduardo Sícoli Seoane

Pesquisador da *Embrapa Florestas*

eduardo@cnpf.embrapa.br

Apresentação

Um maior conhecimento das dinâmicas genéticas populacionais de remanescentes naturais das espécies nativas e os efeitos da fragmentação sobre estas é necessário para subsidiar a elaboração das estratégias de conservação, restauração, regulamentação e uso da floresta tropical. Nesta publicação foram caracterizados remanescentes populacionais de *Euterpe edulis* na região centro sul do Estado do Rio de Janeiro e avaliados os efeitos da fragmentação florestal sobre o sistema de reprodução, a conformidade das frequências alélicas com o equilíbrio de Hardy-Weinberg, a estrutura genética temporal das frequências alélicas, os níveis de variabilidade genética entre gerações e o fluxo gênico via dispersão de sementes. Os resultados obtidos se referem às condições ambientais específicas da área de estudo, mas mostram que os efeitos da fragmentação florestal estão sendo expressos principalmente em mudanças no sistema de cruzamento, na diminuição do banco de plântulas, em um aumento do fluxo gênico sistemático dentro dos remanescentes populacionais e em uma severa redução no fluxo gênico via dispersão de sementes entre populações. Os resultados e as metodologias são discutidos e são dadas sugestões para futuros estudos.

Sérgio Gaiad
Chefe de Pesquisa e Desenvolvimento
Embrapa Florestas

Sumário

1. Introdução	9
2. Levantamento e Caracterização dos Remanescentes Populacionais de <i>Euterpe edulis</i> Martius da Região Central do Estado do Rio de Janeiro	16
3. Efeitos da Fragmentação Florestal sobre o Sistema de Reprodução e a Estrutura Genética Temporal de Populações de <i>Euterpe edulis</i>	37
4. Efeitos da Fragmentação Florestal sobre a Imigração de Sementes de <i>Euterpe edulis</i>	62
5. Considerações Finais Gerais	75
6. Conclusão Final	80
7. Referências	80

Efeitos da Fragmentação Florestal sobre o Sistema de Reprodução e a Imigração de Sementes em Remanescentes Populacionais de *Euterpe edulis* Martius

Carlos Eduardo Sicoli Seoane

1. INTRODUÇÃO

A fragmentação florestal é uma ameaça presente em todos os ecossistemas florestais do planeta. No Brasil, os desmatamentos florestais cresceram exponencialmente nas últimas décadas. Muitas das florestas tropicais que antes ocupavam grandes extensões contínuas atualmente encontram-se na forma de pequenos e esparsos fragmentos florestais. A floresta tropical tem um papel protetor fundamental no balanço do ecossistema global, regional e local e para os recursos hídricos e da biota. Com sua retirada, as condições microclimáticas sofrem mudanças e os padrões macroclimáticos locais podem ser alterados (MEFFE; CARROLL, 1994).

As pressões antrópicas expansionistas e exploratórias sobre as florestas naturais levam à necessidade de estudos sistemáticos dos ecossistemas florestais remanescentes, a fim de escolher corretamente as estratégias de manejo e conservação a serem implantadas (MEFFE; CARROLL, 1994). O enfoque genético é essencial para que a elaboração de estratégias de manejo seja bem sucedida (YOUNG et al., 2000). Parâmetros demográficos, associados com a biologia reprodutiva, são fatores decisivos na organização genética das populações (REIS, 1996), sendo que poucos estudos genéticos e demográficos simultâneos foram realizados com espécies tropicais (REIS et al., 2000b; YOUNG et al., 2000).

A base para a evolução das espécies concentra-se na variação genética, pois a mesma irá influenciar as performances fisiológicas e demográficas das populações. Assim, a proteção da diversidade genética dentro das espécies deve ser uma prioridade dos planos de conservação, já que a conservação genética de um recurso permite, além da manutenção a longo prazo da espécie, a continuidade de sua evolução (BARRETT; KOHN, 1991; YOUNG et al., 2000).

A importância das espécies arbóreas é ainda mais relevante quando uma área de floresta é isolada, pois a continuidade da integridade estrutural e biológica da comunidade depende em grande parte das suas características, já que a presença das espécies arbóreas formando o dossel e, conseqüentemente, os microclimas do sub-bosque, proporcionam inúmeros nichos ecológicos, relações mutualísticas e simbióticas à floresta tropical. Nos últimos anos, alguns estudos realizados no Brasil foram desenvolvidos com o intuito de conhecer a estrutura genética das populações de espécies arbóreas tropicais nativas (SEBBENN et al., 2000; SOUZA et al., 2003, REIS et al., 2000c; SEOANE et al., 2000a, b).

Algumas das ferramentas básicas para os estudos de genética de populações de plantas consistem no conhecimento do sistema reprodutivo e de acasalamento, do fluxo gênico intra e inter populacional, da distribuição espacial dos indivíduos, do tamanho efetivo populacional, tamanho de vizinhança reprodutiva e, principalmente, da distribuição da diversidade genética entre e dentro de populações das espécies que compõem as comunidades em estudo.

Grant (1980) afirma que a entrada de genes em uma população através do fluxo gênico é o fator mais importante na manutenção da coesão genética entre as populações de uma espécie. Neste aspecto, eventos *outliers* (fora do padrão) de fluxo gênico podem ser fundamentais para a manutenção desta coesão.

A principal conseqüência da fragmentação florestal, no tocante à genética, é que as espécies têm sua sobrevivência comprometida devido às alterações nos padrões de troca de genes. Uma redução no total de indivíduos, o declínio nos tamanhos populacionais médios e a separação de

fragmentos florestais por áreas não florestadas afetam processos genéticos fundamentais ocorrentes nas populações, como a deriva genética, o fluxo gênico e a reprodução. Os três efeitos genéticos mais óbvios da fragmentação florestal são: *i*) a perda de diversidade genética tanto ao nível populacional quanto de espécie; *ii*) aumento da estrutura interpopulacional e *iii*) aumento da endogamia (YOUNG et al., 2000).

A fragmentação florestal leva à redução do tamanho populacional, criando gargalos genéticos, onde os indivíduos remanescentes contêm apenas uma pequena amostra do conjunto gênico original. Quando se têm poucas gerações, os resultados observados de perda de alelos e variação genética se devem ao efeito de gargalo genético (YOUNG et al., 1996), mas a pequena população remanescente, caso permaneça isolada por muitas gerações, terá contínua perda de alelos devido à deriva genética aleatória, reduzindo a variabilidade dentro de populações e aumentando a diferenciação entre elas (BARRETT; KOHN, 1991). As conseqüências da deriva dependem do tamanho da população remanescente e do número de gerações desde a fragmentação florestal.

Tais efeitos têm fortes implicações em relação à persistência da espécie. A curto prazo, a perda de heterozigosidade pode reduzir a aptidão da espécie, inviabilizando o remanescente populacional. A longo prazo, a redução da riqueza alélica deve limitar a habilidade de resposta das espécies às mudanças decorrentes da ação de forças seletivas. Outra conseqüência é a depressão endogâmica, que é a redução da performance reprodutiva dos indivíduos, devida à endogamia advinda de autofecundações e cruzamento entre indivíduos aparentados (ALLARD, 1971; TEMPLETON et al., 1990).

Os ainda poucos estudos realizados sobre os efeitos genéticos da fragmentação florestal nas espécies arbóreas tropicais têm demonstrado significativas mudanças na estrutura genética das populações. Hall et al. (1996) demonstraram que a variação genética de populações de *Pithecellobium elegans*, na Costa Rica, foi reduzida em populações de menor tamanho e localizadas mais distantes da floresta contínua. No Brasil, Seoane et al. (2000a, 2000b) encontraram modificações nos padrões de fluxo gênico e a homogeneização genética de remanescentes populacionais

de *Esenbeckia leiocarpa* em pequenos fragmentos florestais.

1.1 OBJETIVOS

O objetivo geral deste trabalho foi oferecer fundamentos para a elaboração de estratégias de conservação da espécie *Euterpe edulis* Martius e da floresta tropical como um todo.

Os objetivos específicos foram:

- 1- Caracterizar a atual distribuição dos remanescentes populacionais na região de estudo (Capítulo I);
- 2- Verificar efeitos da fragmentação florestal sobre o sistema de reprodução, na conformidade das frequências alélicas com o equilíbrio de Hardy-Weinberg, nos níveis de variabilidade genética entre gerações e sobre a estrutura genética temporal (Capítulo II);
- 3- Verificar efeitos da fragmentação florestal sobre o fluxo gênico via dispersão de sementes (Capítulo III);

1.2 A ESPÉCIE *Euterpe edulis* Martius

Euterpe edulis Martius, o Palmeiteiro Jussara, é uma palmeira neotropical do sub-bosque que ocorre em alta frequência e abundância na Floresta Atlântica Brasileira. A espécie ocorre do sul da Bahia (15° S) até o norte do Rio Grande do Sul (30° S) e também no leste do Paraguai e nordeste da Argentina. (57° O) (REIS, 1995).

Entre outros grupos da fauna e flora, as palmeiras são citadas como espécies-chave nos ambientes florestais neotropicais por Terborgh (1986), o primeiro trabalho a adaptar para este ecossistema o conceito de espécie-chave desenvolvido por Paine (1966). *E. edulis* produz grande quantidade de frutos e pode ser considerada como uma espécie-chave, pois seus frutos ficam maduros em uma época de escassez geral de alimentos, quando então são consumidos por um grande número de aves e mamíferos (REIS, 1995; GALETTI; ALEIXO, 1998; REIS; KAGEYAMA, 2000). Neste sentido, possíveis alterações nas dinâmicas populacionais da espécie, decorrentes

das atividades humanas, devem ser pesquisadas, monitoradas e atenuadas, para que suas populações, e aquelas de toda a gama de animais frugívoros associada a elas, continuem a existir em suas áreas de ocorrência natural.

Nos estudos já realizados com *E. edulis*, as populações naturais demonstram uma estrutura demográfica em forma de pirâmide, com uma base larga de plantas juvenis e um pequeno número de indivíduos reprodutivos (REIS, 1995). Estes dados sugerem uma forte dependência das grandes populações locais (17 mil plantas por hectare; REIS, 1995) a um número pequeno de indivíduos reprodutivos (61 por hectare; REIS, 1995), sendo então estes indivíduos responsáveis pela manutenção da diversidade genética, estrutura genética e estrutura demográfica de toda a população. A estratégia natural da espécie inclui também a manutenção de um grande banco de plântulas, com uma média de 12 mil por hectare (REIS et al., 1996).

Além dos declínio populacional da espécie decorrente da fragmentação florestal, a espécie é alvo do extrativismo, por ser alimentícia e de grande valor econômico. O principal produto obtido é o palmito, composto do meristema apical e das folhas novas indiferenciadas. A exploração de *E. edulis* representa uma importante alternativa econômica para os proprietários de fragmentos florestais, especialmente os pequenos proprietários (REIS et al., 1996).

Como o *E. edulis* é uma palmeira de um só estipe, para ser extraído o palmito é necessário destruir a planta. No sistema seletivo tradicional, todas as plantas maiores que dois metros são cortadas, deixando poucos, ou mesmo nenhum indivíduo reprodutivo, o que muitas vezes leva à extinção local da população, além de não permitir a manutenção da estrutura demográfica necessária para a sua regeneração natural. Declínios populacionais têm sido observados em muitas regiões, sendo em casos extremos a espécie localmente eliminada, como observado em fragmentos florestais em Guaraqueçaba, PR, (REIS et al., 2000b) e na Região dos Lagos, RJ, onde se encontram alguns dos remanescentes populacionais do presente estudo.

1.3 LOCAL DE ESTUDO

Os remanescentes populacionais de *E. edulis* deste estudo foram encontrados em trechos declivosos, geralmente de difícil acesso, em floresta ombrófila densa no Estado do Rio de Janeiro. Os estudos do Capítulo I se realizaram em sete fragmentos florestais: Guapiaçú, Macaé de Cima e Embaú, na Região da Serra dos Órgãos, e São João, Mato Grosso, Jaconé e Camburi, na Região dos Lagos (Figura 1). Todos apresentam cobertura de floresta ombrófila densa, onde predomina uma floresta de estrutura secundária, em recuperação após interferência antrópica direta, geralmente ocorrida há algumas décadas, na forma de corte raso para implantação de ciclos de sistemas agrícolas (cana, café e banana, entre os principais). Uma alta extinção de espécies e erosão genética intraespecífica ocorre nesta paisagem fragmentada, que se estabeleceu a partir da segunda metade do século 20.

Esses fragmentos florestais também apresentam alguns trechos de floresta tropical não diretamente antropizada ("floresta primária"), onde podem ser encontrados elementos da flora e fauna indicadores de um alto grau de conservação do ecossistema da floresta tropical. A presença destes trechos de floresta relativamente não perturbada proporcionou uma entrada de propágulos ("chuva de sementes") nas áreas perturbadas adjacentes, o que foi fundamental para a recuperação destas áreas e que permitiu, após algumas décadas, uma predominância de floresta de estrutura secundária. Observações durante os trabalhos de campo permitem realizar uma primeira aproximação do estado de conservação dos remanescentes e da ocorrência de trechos bem conservados, onde Guapiaçú e Macaé de Cima são locais mais conservados, São João, Mato Grosso e Jaconé apresentam alguns trechos bem conservados, e Camburi e Embaú são os fragmentos do estudo em um estado mais degradado.

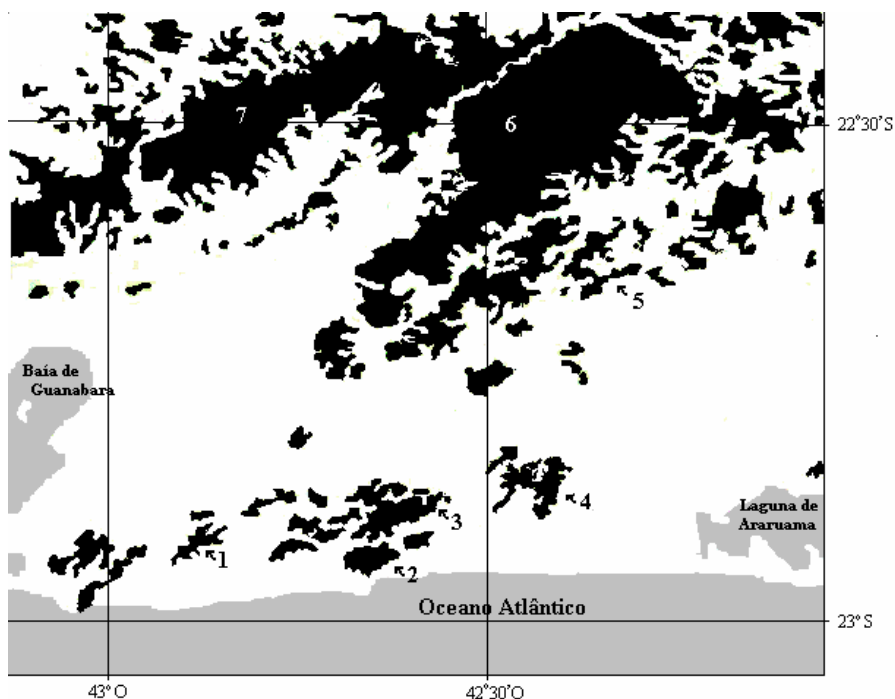


Figura 1. Mapa da região do estudo, mostrando os fragmentos florestais estudados. 1 – Camburi, 2- Jaconé, 3 - Mato Grosso, 4 – São João, 5 – Embaú, 6 – Macaé de Cima e 7 – Guapiaçú. Adaptado do mapa digital “fragmentos florestais de Mata Atlântica”, SOS Mata Atlântica e INPE, 2000.

Neste contexto, uma alta extinção de espécies e erosão genética intraespecífica deve estar ocorrendo nesta paisagem fragmentada onde estão inseridos os fragmentos florestais Camburi, Jaconé, Mato Grosso e São João e, em um grau mais brando, na região onde estão inseridos os fragmentos florestais Embaú, Macaé de Cima e Guapiaçú.

Os estudos do capítulo II e III se realizaram em dois dos remanescentes acima citados, Camburi e Macaé de Cima, escolhidos por representarem dois extremos quanto a fragmentação florestal. A distância mínima entre os dois remanescentes é de aproximadamente 66 quilômetros. O fragmento florestal de Camburi e a população de *Euterpe edulis* ali estudada são denominados nos capítulos II e III, “Fragmento Florestal” e “População Isolada”, respectivamente. Tal população situa-se nas coordenadas 22°50’S e 42°53’W. O fragmento florestal de Macaé de Cima e a população de

Euterpe edulis ali estudada são denominados nos capítulos II e III, “Fragmento Florestal” e “População Isolada”, respectivamente. Esta população situa-se nas coordenadas 22° 24’ S e 42° 31’ W.

A Serra de Camburi localiza-se no Município de Marica, RJ, na Região dos Lagos (Figura 1). O fragmento florestal da Serra de Camburi tem uma área de 1.160 hectares, incluída no tombamento da “Reserva da Biosfera da Mata Atlântica do Estado do Rio de Janeiro” (FUNDAÇÃO INSTITUTO ESTADUAL DE FLORESTAS, 1994). Este remanescente é isolado de outros fragmentos florestais de semelhante área por pelo menos 1.500 metros (Figura 1). Adjacente ao local onde se encontra a população de *E. edulis* estudada, existe um mosaico de matas em regeneração, pastos de capim-colonião (*Panicum maximum*) e pequenos sítios. Segundo o relato de habitantes locais, houve no passado uma intensa redução da ocorrência da espécie, devido à derrubada da floresta para implantação de lavouras de subsistência.

O fragmento florestal de Macaé de Cima também é incluído no tombamento da “Reserva da Biosfera da Mata Atlântica do Estado do Rio de Janeiro” (FUNDAÇÃO INSTITUTO ESTADUAL DE FLORESTAS, 1994). Além disso, o local da população de *E. edulis* estudada está inserido na Reserva Ecológica de Macaé de Cima, Município de Nova Friburgo, RJ (LIMA et al., 1999). A área deste fragmento florestal é de aproximadamente 25.900 hectares (Figura 1). Segundo relato de habitantes, em tal ocorrência nunca houve uma extração significativa de palmito.

2. LEVANTAMENTO E CARACTERIZAÇÃO DOS REMANESCENTES POPULACIONAIS DE *Euterpe edulis* Martius DA REGIÃO CENTRAL DO ESTADO DO RIO DE JANEIRO

2.1 INTRODUÇÃO

Em seu estudo da distribuição geográfica e situação atual das populações na área de ocorrência de *E. edulis*, Reis et al. (2000b), reconhecendo como

deficientes as informações disponíveis para o Estado do Rio de Janeiro, afirmam que as populações remanescentes deste estado se encontram no litoral sul. Concordantemente, em uma análise informal, não foram encontrados registros de ocorrências naturais ou artigos científicos sobre a espécie na Região dos Lagos, situada na região central sul do estado. No entanto, o zoólogo Jorge Antônio Pontes, um dos pioneiros dos estudos em remanescentes de floresta ombrófila densa da Região dos Lagos e adjacências, encontrou alguns indivíduos adultos da espécie na Serra da Tiririca, Niterói, RJ.

Após a implantação do Parque Estadual da Serra da Tiririca, em 1991, o autor do presente estudo, então administrador do parque, percebeu a importância de se estudar as áreas verdes vizinhas e de se elaborar estratégias conjuntas de conservação destas áreas com o parque (BARROS; SEOANE, 1999). *E. edulis* é conhecido como uma importante fonte de alimento para várias espécies da fauna, entre elas, aves de grande capacidade de voo (REIS, 1995), provavelmente capazes de transpor as barreiras antrópicas entre a Serra da Tiririca e as demais áreas com floresta ombrófila densa da região. Assim, a presença ou a ausência de remanescentes populacionais de *E. edulis* na região foi percebido como um importante dado a ser levantado.

A distribuição de remanescentes populacionais e outros elementos presentes em uma região geográfica, como por exemplo, ecossistemas, veio ao longo da segunda metade do século 20, sendo motivo de debate no segmento do estudo da ecologia denominado “Ecologia da Paisagem”, uma tradução um pouco inferior, em termos de conteúdo, ao original inglês *Landscape Ecology*. Por outro lado, a genética de populações, quando aplicada à recém formada biologia da conservação, a partir da década de 80, passou a utilizar conceitos advindos da Ecologia, como alguns da Teoria da Biogeografia de Ilhas, para buscar uma melhor compreensão sobre os efeitos do isolamento dos remanescentes populacionais entre si, causados pela intervenção humana.

A partir da década de 80, uma linha teórica de pesquisa conseguiu se aproveitar de conceitos da Ecologia de Paisagem, da Genética de

Populações e da Biogeografia de Ilhas para se firmar como uma poderosa ferramenta para basear os estudos de distribuição das populações de uma espécie no espaço físico e balizar as pesquisas em Biologia da Conservação: o estudo de metapopulações.

Uma metapopulação é um conjunto de populações de uma espécie que se mantêm relativamente conectadas entre si através da migração de indivíduos. Uma das características mais importantes de todos os sistemas metapopulacionais é que a metapopulação como um todo pode ser mais estável do que suas populações componentes (STACEY et al., 1997), por causa do “efeito socorro” que a imigração pode exercer, preservando as populações individuais de eventos estocásticos ou genéticos negativos. Esta característica pode ser particularmente relevante para a conservação, já que as atividades humanas muitas vezes fragmentam habitats outrora contínuos, criando assim metapopulações artificiais, ou quebram a habilidade de indivíduos de dispersar para as diferentes áreas de uma metapopulação natural (STACEY et al., 1997).

O presente capítulo traz uma caracterização de algumas das populações da espécie encontradas na Região dos Lagos, abordando a densidade populacional de *E. edulis* de adultos e plântulas e a densidade de adultos nos fragmentos florestais como um todo, e as compara com remanescentes populacionais da Região da Serra dos Órgãos, também pouco conhecidos. São também discutidas as condições ambientais e antrópicas que levaram à distribuição da espécie na região, à luz do conceito de metapopulações (HANSKI; SIMBERLOFF, 1997).

2.2 OBJETIVO

O objetivo geral deste trabalho foi oferecer fundamentos para a elaboração de estratégias de conservação da espécie *Euterpe edulis* Martius e da floresta tropical como um todo, ao caracterizar a atual distribuição dos remanescentes populacionais e densidade de indivíduos na região de estudo e analisar a influência de fatores ambientais e antrópicos influenciando nesta distribuição.

2.3 MATERIAL E MÉTODOS

2.3.1 Levantamento dos remanescentes populacionais

Tendo como base o mapa “Reserva da Biosfera do Estado do Rio de Janeiro” (FUNDAÇÃO INSTITUTO ESTADUAL DE FLORESTAS, 1994), foi planejada e executada uma procura, na Região dos Lagos, RJ, por remanescentes populacionais de *E. edulis*. O planejamento inicial constituiu-se em localizar no referido mapa os remanescentes de floresta ombrófila densa da Região dos Lagos e elaborar uma rota de chegada até eles.

Ao chegar nas localidades limítrofes, buscou-se identificar, através de perguntas informais para pessoas locais, informações seguras sobre possíveis remanescentes populacionais da espécie. Com as informações colhidas e auxílio de guias locais, foram procurados os remanescentes populacionais.

2.3.2 Densidade de indivíduos no remanescente populacional e no fragmento florestal como um todo

As medidas de densidade de indivíduos foram realizadas nos sete fragmentos florestais da Figura 1. Em cada um deles, foram realizadas três categorias de medidas de densidade de indivíduos: duas medidas de densidade nos remanescentes populacionais da espécie, uma de adultos e outra de plântulas, e uma medida de densidade de adultos no fragmento florestal como um todo. Optou-se por realizar duas diferentes metodologias de medição de densidade de adultos, pois percebeu-se que a distribuição da espécie era desigual entre os fragmentos florestais: em alguns deles, havia indivíduos adultos por grande parte do fragmento florestal. Em outros, a distribuição dos adultos era desigual, com adultos ocorrendo somente em pequenos trechos. Para as plântulas, o levantamento da densidade de indivíduos no fragmento florestal como um todo não foi medida porque, apesar de ser um dado interessante para a compreensão da distribuição da chuva de sementes no fragmento como um todo, foi logisticamente inviável.

Os dados obtidos foram agrupados, para estimativa de médias entre os componentes do grupo em dois tipos de agrupamentos, um em relação à localização geográfica do fragmento florestal e outro em relação à capacidade de conservação de diversidade (SEOANE; PAOLINETTI, 2008b). Em relação à localização geográfica (Figura 1), foram criados os grupos “Região dos Lagos” (fragmentos florestais Camburi, Jaconé, Mato Grosso, São João e seus respectivos remanescentes populacionais) e “Região da Serra dos Órgãos” (fragmentos florestais Macaé de Cima, Guapiaçú, Embaú e seus respectivos remanescentes populacionais). Em relação à capacidade de conservação de diversidade arbórea, os agrupamentos são chamados de fragmentos florestais (grupo Região dos Lagos mais o fragmento florestal Embaú) e Florestas contínuas (grupo Região da Serra dos Órgãos menos o fragmento florestal Embaú).

2.3.2.1 Densidade de indivíduos adultos e plântulas no remanescente populacional

Em cada um dos remanescentes populacionais da Figura 1 foram escolhidos três pontos de aparente maior densidade da espécie e, em cada um dos pontos, foi demarcada uma parcela de 20 m x 20 m, onde foram contabilizados todos os indivíduos adultos. O indivíduo foi considerado adulto quando possuía inflorescência ou infrutescência ou tinha sinal de já ter tido florido ou frutificado. A partir dos dados, foi calculado a estimativa do número de indivíduos adultos por hectare na ocorrência.

Em cada uma das parcelas de medição de densidade de indivíduos adultos, descrita acima, em uma subparcela de 176 m², foi realizada a amostragem da densidade de plântulas no remanescente populacional. Os indivíduos foram classificados como plântulas de acordo com os estágios de desenvolvimento de plântula encontrado em Queiroz (2000): aqui foram consideradas aqueles indivíduos com no máximo terceira e quarta folhas, que são as duas primeiras folhas fotossintetizantes a emergir, já desenvolvidas.

Para efeitos de comparação dos resultados obtidos, foi realizado um levantamento bibliográfico em estudos sobre a densidade de indivíduos adultos e plântulas.

2.3.2.2 Densidade de adultos no fragmento florestal como um todo

Com auxílio do Mapa da Reserva da Biosfera do Estado do Rio de Janeiro (FUNDAÇÃO INSTITUTO ESTADUAL DE FLORESTAS, 1994), foram sorteados três pontos nos sete fragmentos florestais com a ocorrência de *E. edulis*. A partir de cada um destes pontos, foi amostrado um transecto, seguindo a curva de nível, de 333 m de comprimento por 10 m de largura. A amostragem consistia na contagem de indivíduos adultos de *E. edulis* encontrados nos transectos. A partir dos dados foi calculada a média do número de adultos por transecto e por hectare e, utilizando-se o cálculo da estimativa de área núcleo de cada uma das florestas (SEOANE; PAOLINETTI, 2008b?), ao multiplicar o número de adultos, por hectare, pela área núcleo, foi calculada a estimativa do número de adultos encontrados na floresta.

2.3.3 Hipóteses para a atual distribuição dos remanescentes populacionais

Foi realizada uma pesquisa bibliográfica acerca de distribuições populacionais, especialmente em torno da teoria das metapopulações. Com base nesta bibliografia, nos dados climatológicos da região e nos dados levantados nos outros itens da metodologia deste capítulo, foi discutida a atual distribuição dos remanescentes populacionais de *E. edulis* na área central sul do Estado do Rio de Janeiro.

2.4- RESULTADOS E DISCUSSÃO

2.4.1 Levantamento dos remanescentes populacionais

Uma estratégia que se mostrou eficiente foi buscar, nas referidas localidades, pessoas mais antigas na região, conhecedoras das 'matas' e de seus acessos. Estas pessoas muitas vezes foram ou indicaram guias que se dispuseram a ir até os supostos remanescentes populacionais.

Foram visitados os entornos de alguns fragmentos florestais da Região dos Lagos (Figura 2). Conforme a presença ou ausência de remanescentes populacionais de *E. edulis*, os fragmentos florestais podem ser separados nas classes a seguir: 1 - Fragmentos florestais com remanescentes populacionais confirmados: Serra da Tiririca, Camburi, Jaconé, Mato

Grosso, São João, Cassoritiba; 2 - Fragmentos florestais com remanescentes populacionais citados pelos habitantes do entorno: Macaco, Silvado e Boa Esperança; 3 - Fragmentos florestais sem remanescentes populacionais, segundo habitantes do entorno: Serra Grande e Palmital.

No Parque Estadual da Serra da Tiririca, o remanescente populacional encontrado, o qual se alcança após uma caminhada de cerca de 45 minutos morro acima, se restringiu a dois indivíduos adultos e alguns jovens, na localidade referida na introdução do Capítulo I, descoberta por Jorge Antônio Pontes. Uma outra área dentro do Parque, com acesso muito difícil, não foi visitada, e ali é provável a existência de remanescentes populacionais.

O remanescente populacional do fragmento florestal da Serra de Camburi está localizado no alto de um morro e alcançado por caminhada, de cerca de 45 minutos, a partir de um ponto de estrada de terra já no alto do morro, utilizando uma estrada abandonada e depois um trilha bem definida. Este remanescente populacional foi um dos dois mais estudados neste trabalho, tendo sido o escolhido para representar as populações isoladas no capítulo II (sistema de cruzamento) e III (imigração de sementes). Este remanescente populacional é descrito na introdução geral do presente trabalho. Além deste remanescente populacional, foi citado pelo Sr. Marçal, morador e conhecedor do local, a existência de alguns indivíduos, cerca de vinte, distante a mais ou menos 300 m da área estudada.

O remanescente populacional do fragmento florestal da Serra de Jaconé é talvez o mais bem conservado da Região dos Lagos, provavelmente pelo difícil acesso, após uma caminhada de cerca de 2 horas morro acima e depois morro abaixo, sem trilhas definidas. Muito mais indivíduos adultos foram encontrados ali do que nos outros remanescentes populacionais da Região dos Lagos, como mostram os resultados dos estudos da densidade populacional, que serão abordados nos próximos itens da discussão deste capítulo. É possível que haja indivíduos de *E. edulis* em outros locais do fragmento florestal, porém estes são desconhecidos da população local.

O remanescente populacional na Serra do Mato Grosso inicia-se em um fundo de vale e chegando ao topo do morro. O acesso ao remanescente

populacional é relativamente fácil, após uma caminhada de cerca de uma hora morro acima por uma trilha bem definida e larga. Durante o período de visitas ao local, de cerca de um ano, vários indivíduos adultos encontrados nas primeiras incursões foram encontrados cortados, com certeza por extratores de palmito, fato este que demonstra a vulnerabilidade do remanescente populacional ali existente. Neste fragmento florestal é pouco provável a existência de outros remanescentes populacionais significativos.

O remanescente populacional do fragmento florestal da Serra de São João, conhecida também como Serra da Pedra Branca, é de difícil acesso, após uma subida com veículo motorizado por uma estrada bastante íngreme até um sítio de um pequeno produtor rural e uma caminhada de cerca de uma hora e meia por trilha bem definida. Seu Têti, o proprietário do sítio e conhecedor do local, desconhece outros remanescentes populacionais além do estudado. O remanescente populacional estudado é composto de dois núcleos de indivíduos adultos, separados por aproximadamente 200 m. Entre os intervalos das incursões ao local, houve um incêndio florestal de grande dimensão, provavelmente causado por queda de balão aceso. O incidente danificou cerca de um terço da floresta ombrófila densa. Apesar de naquela ocasião os remanescentes populacionais não terem sido incendiados, tal fato mostra, novamente, a vulnerabilidade dos mesmos e, neste caso, do fragmento florestal como um todo.

O remanescente populacional do fragmento florestal da Serra Cassoritiba é de acesso relativamente fácil, após uma caminhada de cerca de 45 minutos por trilha bem definida. Este remanescente populacional inicialmente foi o escolhido para ser o exemplo de população isolada nos estudos genéticos (Capítulos II e III), mas como é localizado em uma área muito íngreme, com grandes pedras formando obstáculos para o acesso, decidiu-se escolher outro (Camburi). Este foi o único remanescente populacional visitado na Região dos Lagos que não foi contemplado com os estudos de densidade populacional (este capítulo).

Além dos remanescentes populacionais acima citados, as seguintes localidades foram citadas pelos habitantes dos entornos como tendo

remanescentes populacionais da espécie: Serra do Macaco, Serra do Silvado e Serra da Boa Esperança (Figura 2). Os habitantes dos entornos dos seguintes fragmentos florestais desconheciam remanescentes populacionais da espécie naquele local: na Serra Grande e na Serra do Palmital. A Serra Grande situa-se no Município de Niterói e foi decretada, na década de 90, a implantação de uma Unidade de Conservação, o Parque Municipal Darci Ribeiro. Trata-se de um fragmento florestal inserido na metrópole do Rio de Janeiro, e talvez este fato tenha levado à extinção de prováveis populações de *E. edulis* existentes. A Serra do Palmital é localizada no município de Saquarema. Obviamente quando a nomearam havia populações da espécie, mas que não são conhecidas pelos habitantes locais, que indicaram a Serra de São João como sendo o local contendo remanescentes populacionais mais próximos.

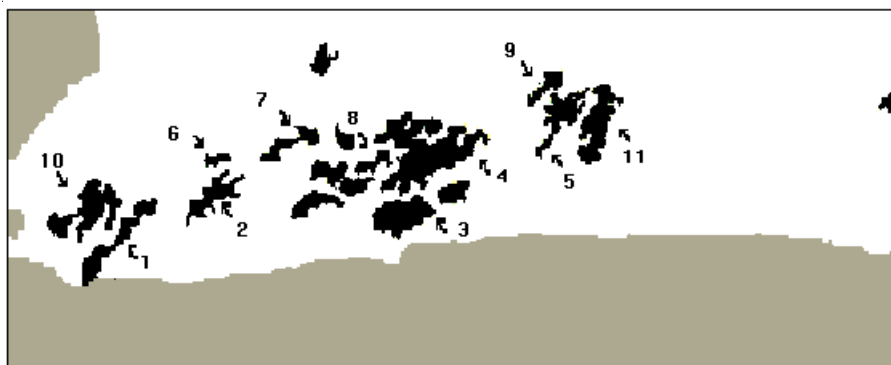


Figura 2. Fragmentos florestais da Região dos Lagos com mais de 200 hectares. Enumerados estão os fragmentos florestais onde houve procura de remanescentes populacionais de *E. edulis*. 1 - Serra da Tiririca, 2 - Camburi, 3 - Jaconé, 4 - Mato Grosso, 5 - São João, 6 - Cassoritiba, 7 - Macaco, 8 - Silvado, 9 - Boa Esperança, 10 - Serra Grande e 11 - Palmital. Adaptado do mapa digital 'fragmentos florestais de Mata Atlântica', SOS Mata Atlântica e INPE, 2000.

2.4.2 Densidade de indivíduos no remanescente populacional e no fragmento florestal como um todo

2.4.2.1 Densidade de indivíduos adultos e plântulas no remanescente populacional

Na Tabela 1 encontra-se o número de plântulas e de adultos de *E. edulis* por hectare de remanescente populacional e a estimativa da relação entre o número de plântulas e o número de adultos da área. A densidade de

plântulas por hectare variou, entre os remanescentes populacionais, de 2.840 a 10.710, com média de 3.986 para fragmentos florestais, para a floresta contínua de 7.275 e média geral de 4.933. O número de adultos por hectare na ocorrência da espécie variou de 48 a 192, com uma média para os fragmentos florestais de 89, para a floresta contínua de 94 e com média geral de 90. A relação entre o número de plântulas e o número de adultos por hectare variou de 17 a 137 com média para fragmentos de 67, para a floresta contínua de 105 e com média geral de 78 plântulas por adulto.

Tabela 1. Estimativas do número de indivíduos de *Euterpe edulis* Martius em remanescentes populacionais do Estado do Rio de Janeiro. Indivíduos por hectare.

Remanescente Populacional	Adultos	Plântulas	Relação plântulas/adulto
Camburi	192 (59)	3.210 (780)	17
Jaconé	48 (48)	3.000 (225)	63
Mato Grosso	53 (10)	2.840 (991)	54
São João	50 (33)	6.840 (2.026)	137
Embaú	64 (37)	4.040 (1.889)	63
Guapiaçú	53 (34)	3.840 (981)	73
Macaé de Cima	189 (100)	10.710 (3.710)	137
Média Região dos Lagos	97 (38)	3.973 (1.006)	68
Média Região da Serra dos Órgãos	84 (57)	6.197 (2.193)	91
Média fragmentos florestais	89 (43)	3.986 (1.182)	67
Média florestas contínuas	94 (67)	7.275 (2.346)	105
Média Geral	90 (46)	4.933 (3.308)	78

() - Desvio padrão

A forma das parcelas para o levantamento das plântulas e dos adultos e o local estabelecido para elas, no presente estudo, não levou em conta diferentes “referências de local” entre os estágios de vida. No entanto, Reis (1995) comenta que os picos de densidade populacional das plântulas e dos adultos ocorriam em locais diferentes na floresta ombrófila densa por ele estudada, em Blumenau, SC. Em futuros estudos, pode-se sugerir um aprofundamento nesta questão.

Na interpretação dos resultados para as plântulas, é necessário levar-se em conta que a amostragem deste estudo foi pontual, no aspecto temporal, e que deve haver grandes variações anuais no número de plântulas por

hectare de população, conforme demonstrado em Conte et al. (2000), que encontraram, em uma floresta bem conservada no Estado de Santa Catarina, como média para vários anos, 8.588 plântulas por hectare, mas, em um ano específico, este número atingiu 35.584 plântulas.

Em média, para os fragmentos florestais, a densidade de plântulas por hectare de remanescente populacional (quase 4 mil) foi um pouco mais da metade do valor para as florestas contínuas (mais de 7 mil), o que sugere que a fragmentação florestal reduz a formação de plântulas, diminui a chegada de sementes ao remanescente populacional e/ou aumenta a mortalidade das sementes presentes no solo. No entanto, as condições ambientais locais, e não as regionais, podem explicar tal variação. O fragmento florestal Camburi teve uma estimativa de menos de 20 plântulas por adulto, um valor muito inferior a todos os outros encontrados, que tiveram média de quase 80 plântulas por adulto, o que sugere a presença de uma perturbação maior ainda no processo de formação das plântulas. Tal perturbação não está relacionada com a ausência de polinizadores, já que não foram encontradas influências da fragmentação florestal sobre o sistema de cruzamento neste remanescente populacional (Capítulo II). Para um futuro aprofundamento nesta questão, duas metodologias que podem gerar dados importantes são: 1- Levantamento da porcentagem de adultos com infrutescência e 2 - Levantamento do número de frutos por infrutescência.

Reis (1995) encontrou 61 indivíduos com infrutescência em uma localidade no Município de Blumenau, SC, número este semelhante aos encontrados para algumas populações deste estudo (Mato Grosso, Jaconé, São João, Embaú e Guapiaçú). Outros estudos encontraram números superiores a 110 (RIBEIRO; ODORIZZI, 2000; REIS et al., 2000b), semelhantes aos encontrados em Macaé de Cima. No entanto, as diferentes metodologias empregadas nos estudos, conforme se pode notar na (Tabela 2), dificultam comparações.

Tabela 2. Levantamento bibliográfico de estudos com densidades de *Euterpe edulis* Martius em diversas localidades. Indivíduos por hectare.

Localidade	Plântulas	Adultos	Plântulas/ adultos	Fonte
Paranaguá, PR	1.390 ^{*1}	9 ^{*1}	154	Tonetti, 1997
Ilha do Cardoso, SP	5.431 ^{*1}	170 ^{*1}	32	Kogima, 2004
Vale do Ribeira, SP	6.530 ^{*1}	103 ^{*1}	63	Fantini et al., 1993
Campinas, SP	39.408 ^{*1}	300 ^{*2}	131	Fisch, 1998
Pindamonhangaba, SP	36.325 ^{*1}	468 ^{*3}	78	Fisch, 1998
Blumenau, SC	12.565 ^{*1}	61 ^{*4}	206	Reis, 1995
Uma, BA	450 ^{*1}	73 ^{*1}	6	Costa Silva, 2002
Itacaré, BA	2.240 ^{*1}	31 ^{*1}	72	Mafei, 2004
Eldorado, SP	-	131 ^{*4}	-	Ribeiro e Odorizzi, 2000
São Pedro, SC	-	119 ^{*4}	-	Reis et al., 2000b
Blumenau, SC (Floresta primária)	8.588 ^{*5}	-	-	Conte et al., 2000
Blumenau, SC (Floresta secundária)	5.976 ^{*6}	-	-	Conte et al., 2000

*1 – Parâmetros para a classificação dos estágios de vida não especificados. *2 – Adultos: indivíduos com DAP acima de 12 cm. *3 - Adultos: indivíduos com altura maior que 10 metros. *4 - Adultos: indivíduos com infrutescência. *5 - Plântulas entrando no banco. Dados de cinco anos consecutivos, sendo um ano com 35.584 plântulas. *6 – Plântulas entrando no banco. Dados de seis anos consecutivos, sendo um ano com 19.804 plântulas.

2.4.2.2 - Densidade de adultos no fragmento florestal como um todo

Conforme os resultados encontrados na Tabela 3, o número de adultos por hectare no fragmento florestal como um todo variou de 1 a 46, com média no grupo fragmentos florestais de 2,3, nas Florestas contínuas de 34 e Geral de 12. O número de adultos no fragmento florestal como um todo variou de 240 a mais de 1,3 milhão de indivíduos.

Tabela 3. Estimativas do número de indivíduos adultos de *Euterpe edulis* em fragmentos florestais e florestas contínuas do Estado do Rio de Janeiro.

Fragmento Florestal	Área núcleo*	Adultos por hectare	Adultos no fragmento florestal
Camburi	240	1 (0,6)	240 (144)
Jaconé	930	6 (1,7)	5.580 (1.581)
Mato Grosso	1.120	1 (0,6)	1120 (672)
São João	850	1 (0,6)	850 (510)
Embaú	600	7 (1,5)	4.200 (900)
Guapiaçú	23.000	22 (4,7)	506.000 (108.100)
Macaé de Cima	28.900	46 (8,0)	1.329.400 (231.200)
Média Região dos Lagos	785	2,3 (0,9)	1.806 (727)
Média Região Serra dos Órgãos	17.500	25,0 (4,7)	437.500 (113.400)
Média fragmentos florestais	748	3,2 (1,0)	2.394 (761)
Média florestas contínuas	25.950	34,0 (6,4)	882.300 (169.650)
Média Geral	7.948	12,0 (2,5)	95.376 (49.015)

* - Em hectares. Dados de Seoane [2008a?, 2008b?], (submetido).

Os fragmentos florestais estudados podem ser separados naqueles com relativamente pequeno número de indivíduos e naqueles com relativamente grande número de indivíduos na floresta. Esta separação se encaixa tanto no agrupamento em relação à localização geográfica (Região dos Lagos e Região da Serra dos Órgãos) quanto em relação à capacidade de conservação de diversidade arbórea (Fragmentos Florestais e Florestas contínuas). A diferença entre os dois tipos de agrupamentos é somente em relação ao fragmento florestal de Embaú, pois se este for excluído da amostragem, o grupo Região da Serra dos Órgãos é o mesmo que o grupo Florestas Contínuas, e o grupo Região dos Lagos é o mesmo que o grupo Fragmentos Florestais. Influências geográficas ou antrópicas resultaram na atual distribuição da espécie na região estudada? Um fator importante a ser citado é que o remanescente populacional do fragmento florestal Embaú, situado na Região da Serra dos Órgãos, é aquele de mais fácil acesso neste trabalho, com acesso direto de uma estrada de terra de domínio público. Isto pode ter levado a uma maior exploração extrativista e, juntamente com um maior estresse hídrico em relação às florestas contínuas da Região da Serra dos Órgãos, pode explicar o motivo de tanto o valor da densidade

de indivíduos deste fragmento florestal quanto o número de ocorrências neste fragmento serem mais semelhantes ao daqueles da Região dos Lagos.

Os grupos Florestas Contínuas e Fragmentos Florestais foram formados de acordo com o grau de isolamento e o tamanho de área núcleo do fragmento florestal, fatores estes influenciando a dinâmica genética das populações (SEOANE; PAOLINETTI, 2008b?). Pode-se supor que a grande diferença de densidade de adultos de *E. edulis* entre Florestas Contínuas e Fragmentos Florestais ocorra nos fragmentos mais isolados e de menor área núcleo, onde as ocorrências tenham já sofrido efeitos genéticos adversos severos o bastante para haver uma perda de vigor dos indivíduos reprodutivos, causada pela endogamia, resultando em uma diminuição na quantidade de indivíduos adultos.

No entanto, considerando que a espécie é predominantemente de fecundação cruzada (REIS, 1996, GAIOTTO, 2001), estes fatores ainda não devem ter um efeito tão severo para explicar estas diferenças em quantidade de indivíduos, pois, em organismos com uma relativamente alta produção de sementes por indivíduo, como é o caso de *E. edulis* (REIS, 1995), várias gerações de endogamia severa em populações pequenas ou repetidos gargalos levando a poucos indivíduos em um curto período de tempo são necessários para degradar rapidamente a maior parte da variação genética de uma população inicialmente grande (HAMRICK; NASON, 2000); Baseando-se nos trabalhos de Soulé (1980) e na estimativa do número de indivíduos no fragmento florestal (Tabela 2), mesmo nos menores fragmentos florestais há um número de indivíduos grande o suficiente (mais de 50) potencialmente participando dos eventos reprodutivos para evitar a depressão endogâmica a curto prazo e, com exceção da ocorrência do fragmento florestal Camburi, para evitar, a longo prazo, deriva genética severa (mais de 500). Além do mais, aparentemente, a recente história das populações não inclui várias gerações com endogamia severa ou gargalos repetidos em um curto período (SEOANE et al., in prep.).

Os grupos Região dos Lagos e Região da Serra dos Órgãos foram formados de acordo com a localização geográfica dos fragmentos florestais. Talvez o

maior número de indivíduos por hectare nas florestas contínuas da Região da Serra dos Órgãos seja consequência de um clima regional mais favorável para a espécie quanto com a menor vocação agrícola da região, quando comparados estes fatores com a Região dos Lagos.

2.4.3 Hipóteses para a atual distribuição dos remanescentes populacionais

A distribuição dos remanescentes populacionais na área de estudo pode ser dividida em duas categorias: 1- Fragmentos florestais com remanescentes populacionais com alta densidade de indivíduos, distribuídos com relativa uniformidade por toda área do fragmento florestal e 2- Fragmentos florestais com remanescentes populacionais de alta densidade indivíduos, distribuídos de forma agregada, pela área do fragmento florestal, de forma que em grande parte do fragmento florestal não se encontrem indivíduos da espécie.

A biologia de metapopulações oferece algumas hipóteses que podem ser aplicadas no presente estudo, para buscar elucidar as razões que levaram à atual distribuição dos remanescentes populacionais de *E. edulis* nas regiões estudadas: 1- Fonte-dreno, 2 - Sistema efeito-socorro (*rescue-effect*), 3- População única e 4 - Populações independentes

1 - Fonte-dreno: na região existiria uma metapopulação fonte dreno, que teria tido suas características ampliadas pelas atividades humanas expostas anteriormente. O conceito chamado de “dinâmica de fonte e dreno” se refere às dinâmicas populacionais que tendem a ser dependentes da qualidade relativa de habitats, favoráveis ou não. Este conceito tem sido reconhecido como uma idéia importante na biologia da conservação (PULLIAM; DUNNING, 1994). Pulliam (1988) definiu fontes e drenos baseando-se na questão de se a emigração excede a imigração, ou vice-versa, quando em equilíbrio. Esta definição é útil para a genética de populações, ao enfatizar a assimetria de fluxo gênico, que pode ter consequências importantes para a estrutura genética e adaptação (BARTON; WHITLOCK, 2000; GILES; GOUDET, 1997).

Em habitats favoráveis, as populações são chamadas de fonte, definidas teoricamente como populações onde o sucesso reprodutivo é maior que a mortalidade local; já populações dreno são as que se encontram em áreas onde a produtividade local é menor que a mortalidade local. Enquanto as populações fonte podem possuir propágulos o suficiente para haver emigração sem comprometer a dinâmica local, nas populações dreno a espécie se extingue, caso não haja imigração vinda de outras áreas. No entanto há que se estudar as imigrações: populações localizadas em pequenas manchas de habitat, mesmo aquelas com uma taxa de crescimento positivo, tipicamente tem um alto grau de risco de extinção, mas não são necessariamente drenos no sentido das definições acima (FOLEY, 1997).

No caso de uma metapopulação fonte-dreno, populações maiores geralmente têm uma maior probabilidade de sobrevivência, já as pequenas populações estão mais sujeitas à deriva genética aleatória e mais expostas a se extinguir por estocasticidade demográfica ou má qualidade ambiental (BARTON; WHITLOCK, 2000). Locais capazes de suportar uma população sem imigração, mas onde a imigração aumenta a densidade populacional acima do equilíbrio local são chamadas de pseudodrenos. Neste caso o resultado da ausência da imigração seria, ao invés da extinção, o declínio em densidade até a capacidade suporte local (HOLT, 1985; WATKINSON; SUTHERLAND, 1995; HANSKI; SIMBERLOFF, 1997). No presente estudo, as populações fonte seriam as florestas contínuas da Região dos Órgãos, enquanto as dreno seriam os fragmentos florestais da Região dos Lagos, ou seja, estas últimas dependeriam da imigração de propágulos para a manutenção de sua dinâmica demográfica e genética.

2- Efeito socorro: na macroregião existiria uma metapopulação em um sistema de “efeito de socorro”; esse sistema (*rescue effect*) é um pouco distinto do sistema metapopulacional “fonte–dreno”: Neste caso, a imigração pode evitar extinções locais, mas o sentido da imigração é mutável, ou seja, nenhum habitat ocupado pela espécie é previsivelmente melhor e mais produtivo (STACEY et al., 1997)

3- População única: Nas regiões estudadas existiria tanta imigração e fluxo gênico que todo este sistema foi e ainda é uma única população, sendo os remanescentes populacionais deste estudo subpopulações desta população.

4- Populações independentes: é ainda possível que as populações do presente estudo fossem e ainda sejam demográfica e geneticamente independentes entre si.

É bastante provável que a dinâmica da distribuição destes remanescentes populacionais contenha elementos de mais de uma destas hipóteses. Assim, há ainda outras possibilidades envolvendo as hipóteses acima e o resultado da interferência humana: 1 - Havia uma única população contínua que, como consequência da drástica redução da cobertura florestal ocorrida na Região dos Lagos e ao extrativismo da espécie, hoje teria mudado para uma metapopulação fonte dreno artificial; 2 - havia uma única população contínua que, como consequência da drástica redução da cobertura florestal ocorrida na Região dos Lagos e ao extrativismo da espécie, hoje teria mudado para uma metapopulação do tipo efeito socorro; 3 - havia uma metapopulação do tipo efeito socorro que, como consequência da drástica redução da cobertura florestal ocorrida na Região dos Lagos e ao extrativismo da espécie, hoje teria mudado a uma metapopulação fonte dreno artificial.

Conforme o raciocínio iniciado para o fragmento florestal Embaú, a junção de dois fatores pode ter levado a esta atual configuração dos remanescentes nas duas regiões estudadas: 1 - As diferentes condições climáticas encontradas nos diferentes locais estudados e 2- A produção extrativista aliada à diminuição drástica da cobertura florestal, mais intensa na Região dos Lagos.

O estabelecimento de plântulas depende das condições do microambiente. Neste contexto, um dos únicos fatores microclimáticos estudados a influenciar a sobrevivência de plântulas de *E. edulis* foi a porcentagem de luz solar direta (PAULILO, 2000). Contudo, Conte et al. (2000) citam o déficit hídrico como uma possível causa de mortalidade de plântulas da espécie, o que poderia explicar o fato da espécie, segundo Reis et al.

(2000b), ter sua ocorrência restrita a áreas ciliares, portanto mais úmidas, na floresta ombrófila mista e no Cerrado.

Como se pode perceber na Figura 3, é significativamente maior a pluviosidade anual na região dos fragmentos estudados na Região da Serra Órgãos, 2.500 mm ou mais por ano, em relação à região dos fragmentos estudados da Região dos Lagos, entre 1.000 mm e 1.500 mm por ano, com o fragmento florestal Embaú com um valor intermediário, entre 1.500 mm e 2.000 mm (BARBIÉRE; COSTA-NETO, 1999). Ainda, de acordo com a Figura 4, há déficit hídrico climatológico na Região dos Lagos, havendo um gradiente de aumento deste déficit no sentido oeste-leste. Na Região da Serra dos Órgãos, não há déficit hídrico, há também um gradiente no sentido oeste-leste (não mostrado na Figura 4), mas mesmo nos locais com maior déficit hídrico, mais a oeste, este não é rigoroso e se restringe a dois meses. Assim, é possível relacionar a divisão dos valores encontrados para a densidade no fragmento florestal como um todo com as diferenças regionais de valores de pluviosidade anual e déficit hídrico.

Encontraram-se, para a densidade de indivíduos adultos nos remanescentes populacionais, valores semelhantes entre a Região dos Lagos e a dos Órgãos. Contudo, na Região dos Lagos, esta densidade “alta” só ocorre em pequenos trechos de cada um dos fragmentos florestais. As metodologias utilizadas neste estudo somente permitem levantar hipóteses para tal fato. No entanto é interessante, para o desenvolvimento deste e dos outros capítulos, estender esta discussão, mesmo sem poder testar hipóteses.

É importante a observação de que os remanescentes populacionais da Região dos Lagos estão geralmente em locais voltados para o sul/sudoeste, assim expostos aos ventos mais frios e úmidos, decorrentes da passagem freqüente de frentes polares (BARBIÉRE; COSTA-NETO, 1999). Esta exposição destes locais às frentes frias talvez diminua, localmente, o déficit hídrico, encontrado de maneira generalizada na região, conforme a Figura 4. Estas favoráveis condições microclimáticas localizadas, na Região dos Lagos, podem estar fazendo com que ali existam remanescentes populacionais, em termos de densidade de indivíduos adultos, semelhantes às daqueles ocorrentes na Região da Serra dos Órgãos.

O maior número de remanescentes populacionais da espécie na Região da Serra dos Órgãos é compatível tanto com a ausência de déficit hídrico na região quanto com a menor vocação agrícola da região. Reis et al. (2000b) citam como padrão para a situação das populações remanescentes de *E. edulis* que estas estão "... localizadas em áreas de relevo bastante acidentado, impróprias para agricultura e, em geral, de difícil acesso. Possivelmente estes sejam os principais motivos de sua (atual) existência".

Neste contexto, a região dos Lagos, onde se encontram os fragmentos florestais deste estudo, é mais plana do que a Região da Serra dos Órgãos, onde se encontra a floresta contínua. Assim é possível também que a espécie tivesse uma distribuição contínua por toda a macroregião, tendo sido eliminada juntamente com toda a cobertura florestal daqueles locais apropriados para a agricultura e de acesso mais fácil, mais abundante na Região dos Lagos. Além desta redução da cobertura florestal, é importante salientar que a espécie sofreu uma exploração extrativista intensa durante o século 20: até 1990, houve produção extrativista de palmito de *E. edulis* no Estado do Rio de Janeiro, chegando a um pico de 229 toneladas/ano em 1983. A diferença de relevo entre as duas regiões também podem ter levado a uma maior exploração da espécie na Região dos Lagos e no fragmento florestal Embaú.

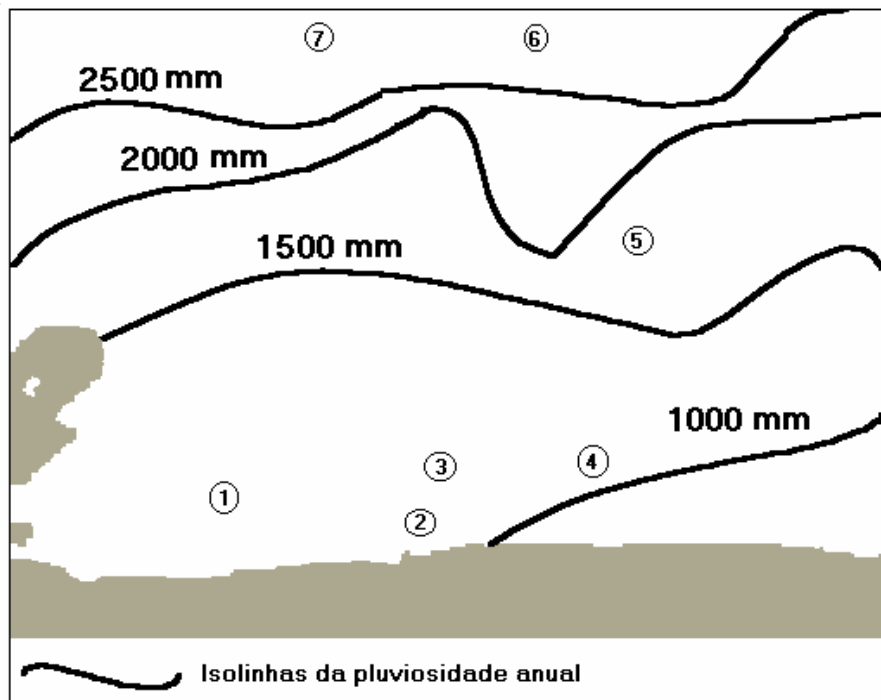


Figura 3. Distribuição da pluviosidade anual na região estudada. Números em círculos: 1 – Camburi, 2 – Mato Grosso, 3 – Jaconé, 4 – São João, 5 – Embaú, 6 – Macaé de Cima e 7 – Guapiacú. Adaptado do mapa digital “Fragmentos Florestais de Mata Atlântica”, SOS Mata Atlântica e INPE (2000), segundo Barbieri e Costa-Neto (1999).

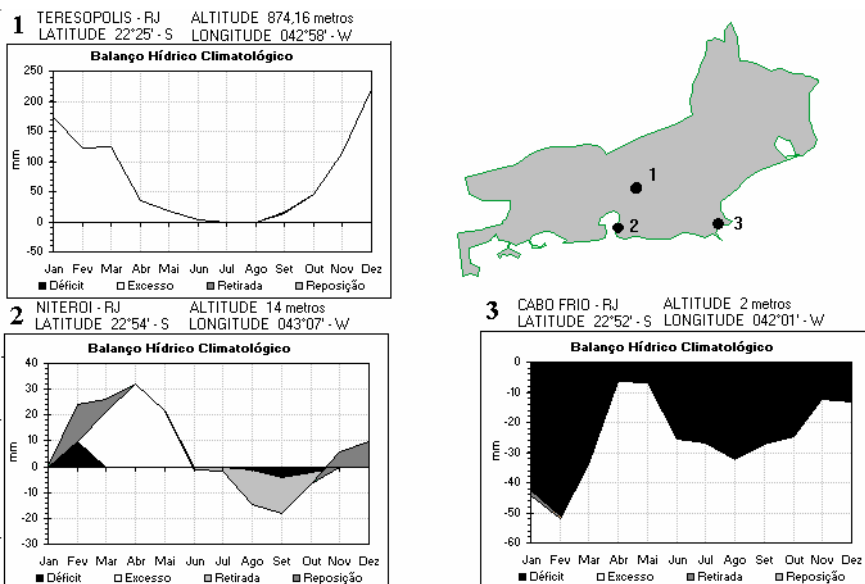


Figura 4 – Balanço hídrico climatológico, mensurado nas estações climatológicas circunvizinhas à região estudada para os anos 1931-1960, e sua localização no Estado do Rio de Janeiro. 1- Estação Teresópolis, 2 – Estação Niterói e 3 – Estação Cabo Frio. Adaptado das figuras disponíveis na página da internet do Instituto Nacional de Meteorologia (www.inmet.br).

Para buscar complementar uma possível explicação da atual distribuição dos remanescentes populacionais, no presente estudo, levanta-se a “Hipótese do microclima local diferenciado”, segundo a qual, na Região dos Lagos, a distribuição das populações da espécie, antes da intervenção antrópica, não era homogênea em termos de densidade. A espécie ocorria em maior densidade em determinados locais, mais úmidos, e em menor densidade no restante desta região. Com a intervenção antrópica, estes indivíduos de trechos menos densos, geralmente localizados em locais mais planos e por isto de mais fácil acesso, extinguíram-se em decorrência do processo de substituição da cobertura florestal por agricultura e da pressão extrativista. Assim, os remanescentes populacionais da Região dos Lagos sofreriam uma diminuição de fluxo gênico e tenderiam a ser artificialmente independentes e cada vez mais sob os efeitos da deriva genética aleatória, sem o contrabalanço da imigração, assim como os remanescentes populacionais da floresta contínua continuariam formando uma única população.

Metodologias que incluam levantamento de dados microclimáticos serão necessárias para um futuro teste da hipótese do microclima diferenciado, além da estimativa dos níveis de migração e fluxo gênico históricos e da deriva genética aleatória, através da análise da estrutura genética populacional (STACEY et al., 1997). Estudos sendo escritos sobre a diferenciação genética entre estes remanescentes populacionais possivelmente auxiliarão na compreensão de qual é o modelo teórico que melhor se encaixa no sistema de populações do presente estudo (SEOANE et al., in prep.). Outra linha de estudos que pode trazer contribuições significativas para o entendimento das questões levantadas seria a da paleobotânica, averiguando, entre outros aspectos, a presença ou ausência da espécie, no passado, nos diferentes locais estudados.

2.5 CONSIDERAÇÕES FINAIS

Os resultados sugerem extinções de ocorrências naturais da espécie em um passado recente, na Região dos Lagos. Sugerem também que mesmo as espécies com remanescentes populacionais de alta densidade de indivíduos podem apresentar problemas para a manutenção de sua dinâmica demográfica e de suas estratégias naturais. Para *Euterpe edulis*, estas modificações estariam sendo expressas na diminuição do banco de plântulas, o que pode levar o remanescente populacional à extinção em um curto prazo, confirmando para *E. edulis* o “esgotamento do recurso em decorrência da super exploração clandestina” sugerido por Reis et al. (2000b).

3. EFEITOS DA FRAGMENTAÇÃO FLORESTAL SOBRE O SISTEMA DE REPRODUÇÃO E A ESTRUTURA GENÉTICA TEMPORAL DE POPULAÇÕES DE *Euterpe edulis*

3.1 INTRODUÇÃO

O sistema de reprodução das espécies vegetais geralmente envolve a fertilização de dois gametas no processo de transmissão genética. As formas pelas quais populações de uma espécie se reproduzem têm

implicações nos níveis de endogamia e parentesco das futuras gerações, já que tem um papel importante na determinação da constituição dos conjuntos gênicos masculinos e femininos, na extensão em que os genes são trocados entre indivíduos e nas taxas de emigração e imigração. Também pode exercer um efeito profundo na dinâmica de estruturação genética populacional, na heterogeneidade espacial dentro das populações e no grau em que as populações podem ser geneticamente subdivididas em decorrência da seleção e da deriva genética (WICKNESWARI et al., 2000).

Brown (1979) e Reis (1996), entre outros, revisaram os trabalhos disponíveis até então e demonstraram que as espécies de fecundação cruzada, portanto com um maior potencial de movimentação de genes, são tipicamente caracterizadas por altas taxas de diversidade intrapopulacional e baixa diversidade entre populações e entre subdivisões populacionais. Já o cruzamento entre indivíduos aparentados e a autofecundação levam à redução na heterozigosidade e ao aumento na expressão de alelos recessivos deletérios.

O processo de fragmentação florestal pode agir sobre as populações, levando a um aumento “artificial”, tanto no cruzamento entre aparentados quanto na autofecundação (YOUNG et al., 2000). Estas mudanças na distribuição genotípica, que produzem depressão endogâmica, foram apontadas como responsáveis pela diminuição na produção de sementes viáveis, redução de crescimento e vigor das plântulas e minimização da sobrevivência em espécies arbóreas (BURGESS et al., 1996; WICKNESWARI et al., 2000).

As primeiras discussões acerca da biologia reprodutiva das árvores tropicais se baseavam na observação de uma baixa densidade de indivíduos adultos, o que sugeria que a maioria das espécies arbóreas tropicais eram autopolinizadas e autofecundadas (FEDOROV, 1966). Estudos de auto-incompatibilidade e observações do comportamento dos polinizadores, seguidos de estudos com marcadores moleculares alozímicos, levaram a descobertas de fortes barreiras à autofecundação e à conclusão de que a maioria das árvores tropicais se reproduz por fecundação predominantemente cruzada ou parcialmente cruzada e endogâmica (ASHTON, 1969; BAWA, 1974; MURAWSKI; HAMRICK, 1991).

A redução populacional e a fragmentação florestal são duas das principais ameaças às populações naturais arbóreas tropicais (YOUNG; BOYLE, 2000). Alguns estudos verificaram que, com a redução do habitat natural, com o subsequente isolamento espacial das populações, ocorrem consequências negativas sob o sucesso reprodutivo e o fluxo gênico das espécies arbóreas tropicais (HALL et al., 1996; SEOANE et al., 2000), o que pode levar à redução da variabilidade genética e a um aumento de efeitos deletérios nas progênies, resultante da endogamia, especialmente no caso de espécies com reprodução por fecundação preferencialmente cruzada.

3.1.1 Biologia floral de *E. edulis*

A floração de *E. edulis* é anual e sazonal (MANTOVANI; MORELLATO, 2000). A inflorescência, em forma de panícula, é composta por uma raque central da qual partem ramificações de primeira ordem (ráquias), as quais sustentam as flores. O número de ráquias por inflorescências varia de 96 a 175. Em cada ráquila, estão dispostas flores unissexuadas (tríade), onde é encontrada uma flor feminina no meio de duas flores masculinas (HENDERSON, 2000). Esta disposição geralmente se encontra nos primeiros três quartos da ráquila, sendo que um quarto da extremidade final da ráquila só apresenta flores masculinas. A antese masculina ocorre, em geral, da base da raque para o ápice, e o pólen é todo liberado em apenas um dia. A antese feminina mostra uma tendência de abertura no sentido da base para o ápice da ráquila, com cada flor mantendo seu estigma receptivo por pelo menos dois dias (MANTOVANI; MORELLATO, 2000).

Mantovani e Morellato (2000) observaram que a florada masculina de uma inflorescência durou em torno de cinco a sete dias e a floração feminina, de quatro a seis dias. Estes autores também encontraram protandria acentuada, com a abertura das flores femininas ocorrendo em torno de sete dias depois do final da floração masculina. Tais fatores, aparentemente, dificultam a autofecundação e favorecem a reprodução cruzada.

As flores masculinas oferecem como recurso floral néctar e grande quantidade de pólen e de elementos florais, e as flores femininas oferecem

néctar. Existe uma grande quantidade e variedade de insetos visitantes das inflorescências de *E. edulis*, entre eles: moscas (Diptera), vespas, abelhas, antoforídeos e halictídeos (Hymenoptera), besouros (Coleoptera) e borboletas (Lepidoptera) (REIS et al., 1993; MANTOVANI, 1998). Reis et al. (1993) destacam *Trigona spinipes* como um dos mais importantes insetos polinizadores. Mantovani (1998) conclui que provavelmente a polinização por insetos (entomofilia) seja o modo predominante, embora a polinização pelo vento (anemofilia) também desempenhe algum papel na polinização desta espécie. Mantovani e Morellato (2000) afirmam que, apesar da protandria, a autofecundação pode ocorrer em indivíduos que emitem duas ou mais inflorescências, ou se houver sobreposição da fase masculina e feminina entre as inflorescências.

3.1.2 – Sistema de cruzamento de *E. edulis* e possíveis efeitos da fragmentação florestal

Estudos anteriores do sistema de reprodução da espécie, realizados em populações dos estados de Santa Catarina, São Paulo e em Brasília, DF, indicaram a espécie como predominantemente de cruzamento (REIS, 1996; GAIOTTO et al., 2001a; CONTE, 2004). Os resultados de Reis (1996) demonstram que *E. edulis* é uma espécie predominantemente de fecundação cruzada, como já haviam sugerido Reis et al. (1993), a partir do estudo da biologia floral e ecologia da polinização da espécie. Estes mesmos resultados, entretanto, demonstraram a existência de cruzamentos não aleatórios, evidenciando peculiaridades no processo reprodutivo da espécie, associadas, possivelmente, à amplitude do período de florescimento. Por exemplo, Gaiotto et al. (2001a) detectaram correlação de paternidade ou que a proporção de progênes de cruzamento que eram irmãos-completos variando de 0,71 a 0,73, em duas populações do Distrito Federal. Conte (2004), por sua vez, estudando uma população de São Pedro de Alcântara, Estado de Santa Catarina, detectou correlação de paternidade de 0,103, indicando que aproximadamente 10 % das progênes de cruzamento eram irmãos-completos.

Young et al (2000) citam o aumento da endogamia como a maior preocupação entre as consequências do processo da fragmentação florestal

sobre a genética de populações das espécies arbóreas. Se a autofertilização ou os cruzamentos entre indivíduos aparentados aumentam após a fragmentação florestal, o resultante aumento na homozigosidade pode levar a uma severa depressão endogâmica, o que por sua vez tende a reduzir a viabilidade populacional a curto prazo. Dois fatores resultantes da fragmentação florestal podem levar a este aumento da endogamia: tamanhos populacionais reduzidos ou mudanças no comportamento ou abundância dos polinizadores.

Reis (1996), utilizando o modelo de ilhas (WRIGHT, 1931) estimou que a “unidade panmítica” das populações por ele estudadas é de 67 indivíduos. Um número menor de indivíduos implicaria em um aumento da divergência entre as vizinhanças em decorrência do aumento interno dos níveis de endogamia, possivelmente ocorrendo também a perda de alelos de menor frequência. Em termos de densidade, para a manutenção da estrutura genética populacional, seriam necessários 60 indivíduos reprodutivos por hectare (REIS, 1996; REIS et al., 2000c). Como vimos no capítulo I, no presente estudo, em relação aos tamanhos populacionais, mesmo nos mais isolados dos remanescentes populacionais há pelo menos centenas de indivíduos. Já a densidade populacional muitas vezes está inferior a 60 indivíduos reprodutivos por hectare, que seria, então, um número teoricamente insuficiente para a viabilidade da espécie, a um médio prazo.

A hipótese de trabalho é que o processo de fragmentação florestal, ao reduzir o tamanho populacional e talvez comprometer o comportamento e a abundância dos polinizadores, influencia o sistema de reprodução de *E. edulis*, reduzindo o tamanho efetivo de variância devido ao aumento na taxa de autofecundação, cruzamento entre aparentados e cruzamentos biparentais.

3.2 OBJETIVO

O objetivo deste trabalho foi oferecer fundamentos para a elaboração de estratégias de conservação da espécie *Euterpe edulis* Martius e da floresta tropical como um todo, notavelmente a presente na região estudada, ao verificar efeitos da fragmentação florestal sobre o sistema de reprodução, na conformidade das frequências alélicas com o equilíbrio de Hardy-

Weinberg, nos níveis de variabilidade genética entre gerações e sobre a estrutura genética temporal.

3.3 MATERIAL E MÉTODOS

3.3.1 Amostragem

Neste capítulo e no próximo (Capítulo III), dois remanescentes populacionais foram estudados, o de Camburi e o de Macaé de Cima. O remanescente populacional de Camburi foi o escolhido, entre todos os estudados pelas metodologias do Capítulo I, para ser o representante dos remanescentes populacionais mais sujeitos aos efeitos da fragmentação florestal. Por sua vez, o remanescente populacional de Macaé de Cima foi o escolhido para ser o representante dos remanescentes populacionais onde os efeitos da fragmentação florestal são menos severos. A justificativa de tais escolhas pode ser consultada no Capítulo I, onde estes dois remanescentes populacionais geralmente apresentaram os dois extremos das medições realizadas (Tabelas 1 e 3). A maior semelhança entre os dados levantados para estes dois remanescentes é encontrada na densidade de adultos por hectare de remanescente populacional, quando os dois tiveram cerca de 190 indivíduos adultos por hectare (Tabela 1). No entanto, o remanescente de Macaé de Cima apresenta, possivelmente, milhares de hectares com esta densidade de adultos, enquanto que o remanescente populacional de Camburi talvez não ocupe nem um hectare completo.

Pelos motivos expostos acima e buscando auxiliar nas leituras dos textos que seguem, neste capítulo e no Capítulo III, os referidos remanescentes populacionais são chamados de:

População Isolada: Remanescente populacional de Camburi;

População Contínua: Remanescente populacional de Macaé de Cima.

Sementes de polinização aberta foram coletadas em 12 indivíduos adultos (matrizes) de cada um dos dois remanescentes populacionais. Também foram coletados tecidos foliares de 60 indivíduos adultos de cada um dos dois remanescentes populacionais. As sementes foram germinadas e dez plântulas de cada árvore materna (progênies) e mais os indivíduos adultos,

incluindo as árvores maternas, foram genotipadas.

Parte do material coletado em campo não teve interpretação satisfatória de genótipos, por problemas durante os processos de transporte para o laboratório, armazenamento, extração de DNA, genotipagem e/ou interpretação. Os métodos estatísticos para a análise do sistema de cruzamento, descritos a seguir, foram realizados com 34 e 43 indivíduos adultos da População Isolada e População Contínua, respectivamente, e com seis progênes na População Isolada e em nove progênes na Floresta Contínua. Para caracterizar a estrutura genética temporal, as análises foram conduzidas a partir dos genótipos dos indivíduos utilizados para a análise do sistema de cruzamento e mais os genótipos de 79 plântulas, 47 da População Isolada e 32 da Contínua.

3.3.2 Análise de microssatélites (SSRs)

Para os estudos de sistema de cruzamento, estrutura genética temporal e dispersão de sementes, tecidos foliares, analisados segundo as especificações citadas nos capítulos, tiveram seu DNA extraído, segundo a metodologia proposta por Ferreira e Grattaplagia (1996), adaptada por Gaiotto et al. (2001b). Para se quantificar o DNA presente no material extraído correu-se 2,5 ml da amostra adicionados de 2 ml de tampão TE e 7,5 ml de H₂O m.l.q. em gel de agarose por cerca de 15 minutos em eletroforese. O resultado foi comparado com os dos DNAs de concentrações conhecidas (50, 100 e 300 hg/ml) colocadas no mesmo gel. Para se chegar à concentração adequada para os estudos de polimorfismo de SSRs, de cerca de 2,5 hg/ml, adicionou-se uma determinada quantidade de H₂O m.l.q., calculada com auxílio de uma planilha do programa Excell. Para a amplificação das amostras em PCR, utilizou-se 3 ml da amostra adicionados de 1,34 ml de H₂O, 1,3 ml de Tp10x, 1,3 ml de dNTP (2,5 mM), 1,3 ml de BSA (2,5 mg/ml), 4,3 ml de Primer (0.9 mM) e 0,2 ml de *Taq* polimerase (5u/ml). O programa utilizado para a amplificação foi o denominado "micro 56": 96 °C por 2 minutos, 30 ciclos de 94 °C por um minuto, temperatura específica de anelamento do primer por um minuto, 72 °C por um minuto, 72 °C por sete minutos.

Em cada gel correram cerca de 90 amostras. Três ml das amostras amplificadas foram colocadas para correr, por cerca de uma hora, em um gel de poliacrilamida 4 % pré-aquecido e com corrente testada, contendo 8 M de uréia. Na etapa da coloração foi utilizado o seguinte protocolo, adaptado de Ferreira e Gattapaglia (1996): “fix-stop” (formamida) por 20 minutos, três banhos de água de dois minutos, banho em nitrato de prata por 30 minutos, banho em água por 10 segundos, banho em revelador por até sete minutos, banho em “fix stop” por cinco minutos e em água por cinco minutos. Os géis eram interpretados depois de secarem por cerca de 24 horas, escaneados e devidamente descartados. As temperaturas de anelamento dos “primers” são as seguintes: EE05: 56 °C; EE15: 64 °C; EE23: 58 °C; EE48: 56 °C e EE54: 56 °C (GAIOTTO et al., 2001a).

3.3.3 Análise estatística

3.3.3.1 Sistema de cruzamento

O sistema de reprodução das populações de *E. edulis* foi analisado com base no modelo de cruzamentos mistos de Ritland e Jain (1981), e modelo de cruzamentos correlacionados de Ritland (1989), usando o programa “Multiloco MLTR” (RITLAND, 1994). Foram estimados os parâmetros e a taxa populacional de cruzamento multiloco (\hat{t}_m), pelo método de máximas esperanças (Expectation-Maximization - EM), a taxa populacional de cruzamento uniloco (\hat{t}_s), taxa populacional de cruzamento entre aparentados ($\hat{t}_m - \hat{t}_s$), as frequências alélicas dos óvulos e pólen (o e p), a correlação de autofecundação (\hat{r}_s) e a correlação de paternidade (\hat{r}_p). O modelo de cruzamento misto assume que as progênies resultam de uma mistura de cruzamentos aleatórios e autofecundação, cujas pressuposições básicas são: a) que o conjunto de pólen é homogêneo para o cruzamento de todos os genótipos maternos; b) que os alelos de diferentes locos segregam independentemente e; c) que os locos avaliados não sofreram seleção ou mutação entre o evento reprodutivo e a análise dos indivíduos (RITLAND; JAIN, 1981). O desvio padrão da média dos parâmetros foi estimado por reamostragem *bootstrap*, usando 500 reamostragens. A unidade de reamostragem foi o conjunto das progênies.

O teste de cruzamentos aleatórios foi realizado pelo teste de homogeneidade das freqüências alélicas dos óvulos do pólen, usando a estatística \hat{F}_{ST} (WRIGHT, 1965), como uma medida de divergência genética entre freqüências alélicas dos dois grupos. Para testar se o valor estimado de \hat{F}_{ST} , para cada loco, era significativamente diferentes de zero, usou-se o teste de qui-quadrado $\chi^2 = 2n\hat{F}_{ST}(k-1)$, GL = $(k-1)(s-1)$, proposto por Workman e Niswander (1970), em que: n = é o número de gametas nos dois grupos (pólen e óvulos), k = número de alelos e s = número de grupos (2 - pólen e óvulo).

O índice de fixação e os respectivos intervalos de confiança para progênies (\hat{F}_p) e indivíduos adultos (\hat{F}_a) foram estimado segundo Weir (1996) e usando 10 mil reamostragens *bootstrap* e o programa GDA (LEWIS; ZAYKIN, 1999). O índice de fixação em equilíbrio de endogamia (\hat{F}_e) foi estimado da taxa de cruzamento multiloco por,

$$\hat{F}_e = \frac{1 - \hat{t}_m}{1 + \hat{t}_m} \quad (\text{LI, 1976}).$$

O coeficiente de coancestria entre plantas dentro de progênies ($\hat{\theta}_{xy}$) foi estimado do coeficiente de correlação de parentesco entre plantas dentro de progênies (\hat{r}_{xy}), proposto por Ritland (1989),

$$\hat{r}_{xy} = 0,25(1 + \hat{F}_a)[4\hat{s} + (\hat{t}^2 + \hat{t}\hat{s}\hat{r}_s)(1 + \hat{r}_p)]$$

em que, \hat{s} é a taxa de autofecundação. Os demais parâmetros já foram previamente definidos. Como em espécies diplóides, o coeficiente de coancestria é a metade do coeficiente \hat{r}_{xy} ($\hat{\theta}_{xy} = \hat{r}_{xy} / 2$), tem-se que,

$$\hat{\theta}_{xy} = 0,125(1 + \hat{F}_a)[4\hat{s} + (\hat{t}^2 + \hat{t}\hat{s}\hat{r}_s)(1 + \hat{r}_p)].$$

O tamanho efetivo de variância foi estimado de acordo com Cockerham (1969), por

$$\hat{N}_e = \frac{0,5}{\hat{\theta}_{xy} \left(\frac{n-1}{n} \right) + \frac{1 + \hat{F}}{2n}}$$

em que, n é o número total de plantas avaliadas por progênies (10).

3.3.3.2 Estrutura genética temporal

A diversidade genética dentro das populações foi analisada pela heterozigosidade observada (H_o), heterozigosidade esperada em equilíbrio de Hardy-Weinberg (H_e), número médio de alelos por loco (\hat{A}) e número médio efetivo de alelos por loco (\hat{A}_e), estimativas obtidas a partir do programa GDA (LEWIS; ZAYKIN, 2000).

O modelo de equilíbrio de Hardy-Weinberg postula que em populações de cruzamentos aleatórios, na ausência de seleção, deriva genética, mutação e fluxo gênico, as frequências alélicas e genotípicas não se alteram com o passar das gerações. Assim, a população se mantém estável, até que alguma força evolutiva, por ventura, venha a ocorrer. Neste estudo três gerações foram avaliadas quanto ao ajuste das populações ao modelo de EHW. O teste de aderência dos locos individuais e da média entre locos ao modelo de EHW foi realizado com base no índice de fixação. A vantagem de abordar o EHW por este método é que além dele poder indicar a presença de desvios do modelo, ele indica o sentido dos desvios em termos de excesso ou deficiência de heterozigotos. Na presença de EHW, o índice não é diferente de zero e valores positivos e significativos indicam excesso de homozigotos, enquanto que valores negativos e significativos indicam excesso de heterozigotos em relação ao modelo de EHW. O índice foi estimado segundo WEIR, 1996. O índice de fixação foi estimado em nível de progênies (), banco de plântulas () e indivíduos adultos (), para cada população e seus respectivos intervalos de confiança por 10 mil reamostragens *bootstrap*, usando o programa GDA (LEWIS; ZAYKIN, 2000).

A divergência genética entre gerações foi avaliada pela estimativa da medida de divergência genética proposta por Slatkin (1985) para dados de locos microssatélites, baseado no número de pares de base, utilizando o programa R_{ST} de Goodman (1997). Para obter o intervalo de confiança a 95 % de probabilidade da média entre locos, utilizaram-se mil reamostragens *bootstrap*.

3.4 RESULTADOS E DISCUSSÃO

3.4.1 FREQUÊNCIAS ALÉICAS

Foram observados indícios de diferenças entre as frequências alélicas dos óvulos e pólen em dois locos (EE05; EE15) na População Isolada e em três (EE05; EE23; EE52) na População Contínua (Anexo 1). Em todos os casos, a estatística qui-quadrado mostrou que as frequências alélicas de óvulos e pólen diferiram ao nível de 1 % de probabilidade. As causas dos desvios podem estar associadas ao pequeno tamanho amostral adotado (seis e nove progênies), diferenças relativas entre as funções masculinas e femininas das plantas, seleção entre o período de polinização e a amostragem das progênies e cruzamentos entre aparentados e correlacionados.

No entanto, os desvios das frequências alélicas dos óvulos e pólen detectados provavelmente estão associados à imigração de pólen de indivíduos não amostrados e ao assincronismo no florescimento das árvores. Em relação à imigração de pólen de indivíduos não amostrados, principalmente na População Contínua, e também na População Isolada, muitos indivíduos adultos não foram amostrados, estando estes a poucos metros dos indivíduos amostrados e provavelmente estes contribuíram como doadores de pólen para a formação das progênies. Em relação ao assincronismo no florescimento das árvores, Reis (1996) demonstra que apesar de haver um grande número de adultos em período bastante amplo de floração nas populações de *E. edulis* por ele estudadas nos estados de Santa Catarina e São Paulo, a floração não é sincronizada entre todos os indivíduos, conforme já tinha sido descrito por Reis et al. (1993). Estes aspectos, aliados às características de microambiente (relevo, vegetação, etc.) favorecem a possibilidade de ocorrência de cruzamentos não aleatórios entre os indivíduos.

3.4.2 - TAXA DE CRUZAMENTO

A estimativa da taxa de cruzamento multiloco (\hat{t}_m) foi de $0,936 \pm 0,032$ e $0,905 \pm 0,011$, para a População Isolada e a População Contínua, respectivamente (Tabela 5), indicando o sistema misto com predomínio de fecundação cruzada como os sistema de reprodução de *E. edulis*. Este

resultado confirma aqueles encontrados para a espécie em outras regiões (REIS et al., 2000c; CONTE, 2004), assim como os resultados encontrados para as espécies arbóreas tropicais (MURAWSKI et al., 1994; SEBBENN et al., 2000; SEOANE et al., 2000; SOUZA et al., 2003).

As estimativas da taxa de cruzamento uniloco (\hat{t}_s) foram de $0,836 \pm 0,024$ e $0,736 \pm 0,020$, para a População Isolada e para a População Contínua, respectivamente, confirmando o sistema misto, com predomínio de fecundação cruzada. A diferença entre a taxa de cruzamento multiloco e uniloco ($\hat{t}_m - \hat{t}_s$) foi positiva e significativa em ambas as populações, sugerindo a ocorrência de 10 % e 16,9 % de cruzamentos entre indivíduos parentes, na População Isolada e na População Contínua, respectivamente, e a provável existência de estruturação genética espacial dentro das populações.

Cruzamentos entre indivíduos parentes são relatados em outros estudos do sistema de reprodução de *E. edulis*. Por exemplo, Reis et al. (2000c), estudando sete locos isoenzimáticos em sete populações naturais de *E. edulis* nos estados de Santa Catarina e São Paulo, observaram diferenças positivas entre a taxa de cruzamento multiloco e uniloco em cinco das sete populações.

Tabela 5. Parâmetros de endogamia, parentesco e sistema de reprodução em duas populações de *E. edulis*.

Parâmetros	Estimativa	
	População Isolada	População Contínua
Índice de fixação da população adulta - \hat{F}_a	0,213 [0,068 a 0,355]	0,239 [0,133 a 0,337]
Índice de fixação das progênes - \hat{F}_p	0,175 [0,026 a 0,314]	0,234 [0,067 a 0,360]
Endogamia em equilíbrio de endogamia - \hat{F}_e	0,033	0,050
Taxa de cruzamento multiloco - \hat{t}_m	0,936 (0,032)	0,905 (0,011)
Taxa de cruzamento uniloco - \hat{t}_s	0,836 (0,024)	0,736 (0,020)
Taxa de cruzamento entre parentes - $\hat{t}_m - \hat{t}_s$	0,100 (0,015)	0,169 (0,012)
Correlação de autofecundação - \hat{r}_s	0,692 (0,059)	0,509 (0,041)
Correlação de paternidade - \hat{r}_p	0,106 (0,013)	0,221 (0,022)
Número efetivo de polinizadores- $1/\hat{r}_p$	9,4	4,5
Coancestria dentro de progênes - $\hat{\theta}_{xy}$	0,193	0,222
Tamanho efetivo de variância - \hat{N}_e	2,59	2,25

Conte (2004), por sua vez, usando locos microssatélites, também observou indícios de cruzamento entre indivíduos aparentados em uma população do Estado de Santa Catarina. Contudo, Gaiotto et al. (2003), avaliando duas populações da espécie no Distrito Federal, observaram indícios de estruturação em apenas uma delas, embora estes não tenham sido significativos. Os resultados obtidos no presente estudo, juntamente com os de Reis (1996), Reis et al. (2000c), Gaiotto et al. (2003) e Conte (2004), sugerem que a diversidade genética das populações de *E. edulis* é muitas vezes estruturada em grupos de famílias e que certos níveis de endogamia biparental podem ser esperados em populações naturais. O longo ciclo de vida, a alta densidade populacional, a dispersão de pólen e sementes em maior proporção nas vizinhanças da árvore de origem devem ser as causas da estruturação genética espacial e dos cruzamentos entre aparentados. Cruzamentos entre indivíduos aparentados em populações naturais têm sido relatados em diversos estudos do sistema de reprodução de espécies arbóreas tropicais (MURASWIKI et al., 1994; LEE et al., 2000; SEBBENN et al., 2000; SEOANE et al., 2000; SOUZA et al., 2003), sugerindo que a estruturação genética intrapopulacional deva ser um aspecto comum nas espécies florestais tropicais. É importante considerar, nos estudos com marcadores moleculares, a possibilidade de haverem números significativos de “alelos nulos” nos indivíduos genotipados. Estes alelos, por possuírem baixo peso molecular e outras razões, não aparecem nos géis e levam a considerar como homozigotos indivíduos que são heterozigotos.

3.4.3 Coeficiente de endogamia

A estimativa do índice de fixação detectou endogamia significativa em ambas as gerações (árvores adultas e progênies). O índice de fixação nas árvores adultas (\hat{F}_a) foi de 0,213 e 0,239 para a População Isolada e População Contínua, respectivamente. Para as progênies, o índice de fixação (\hat{F}_p) foi de 0,175 e 0,234 para a População Isolada e População Contínua, respectivamente. Todos os valores estimados foram altos e estatisticamente diferentes de zero, a julgar pelo intervalo de confiança a 95 % de probabilidade, indicando a presença de endogamia em ambas as populações e gerações, embora ausência de alterações entre gerações. Estudos comparando a estimativa do índice de fixação entre gerações têm

relatado maior endogamia nas progênes, relativamente a observada na geração adulta. Reis et al. (2000c) observaram seleção a favor de heterozigotos (heterose), com índice de fixação positivo nas progênes e negativo nas árvores adultas. Os autores afirmam que este fenômeno deve ser um componente importante da dinâmica demográfica da endogamia entre gerações de *E. edulis*. Conte (2004), por sua vez, detectou seleção contra homozigotos, entre a geração adulta e suas progênes, em várias populações sob diferentes condições de antropização, com base em marcadores isoenzimáticos. Os resultados aqui obtidos, por sua vez, sugerem a existência de equilíbrio de endogamia, com valores do índice de fixação similares entre as gerações.

As estimativas das taxas de cruzamento multiloco foram significativamente diferentes de 1,0 e a diferença entre a taxa de cruzamento multiloco e uniloco ($\hat{t}_m - \hat{t}_s$), foi positiva e significativamente diferente de zero em ambas as populações, dando a entender que a endogamia observada nas progênes foi gerada tanto por autofecundação como por cruzamentos entre parentes. Assumindo o equilíbrio de endogamia, a endogamia esperada (\hat{F}_e) a partir das taxas de autofecundações ($\hat{s} = 1 - \hat{t}_m$) na População Isolada e na População Contínua é de 0,033 e 0,05 (Tabela 5), respectivamente. Portanto, 19 % $[(0,033/0,175) \times 100]$ da endogamia observada nas progênes da População Isolada (0,175) e 21 % $[(0,05/0,234) \times 100]$ da observada na População Contínua (0,234) podem ser explicadas pela taxa de autofecundação e o restante pelos cruzamentos entre parentes ($\hat{t}_m - \hat{t}_s$). Considerando que a endogamia nas progênes é igual à coancestria entre os parentais cruzados e subtraindo-se a endogamia estimada em equilíbrio de endogamia (\hat{F}_e) da endogamia observada nas progênes (\hat{F}_p), obtém-se a endogamia gerada por cruzamentos entre aparentados, que no caso corresponde aos valores de 0,142 e 0,184 para a População Isolada e a População Contínua, respectivamente. Portanto, a coancestria média entre os parentais que deram origem as progênes em ambas as populações deve estar entre o grau de meios-irmãos (0,125) a irmãos-completos (0,25).

3.4.4 Cruzamentos correlacionados

A estimativa da correlação de autofecundação (\hat{r}_s) revelou significativa variação na taxa de cruzamento entre plantas em ambas as populações: $\hat{r}_s = 0,692 \pm 0,059$ e $\hat{r}_s = 0,509 \pm 0,041$, para a População Isolada e para a População Contínua, respectivamente (Tabela 5). Significativas correlações de autofecundações e variações na taxa de cruzamento individual podem ser indicativos da existência de variações na auto-incompatibilidade entre plantas. Variações na auto-incompatibilidade têm sido relatadas em *Shorea congestiflora* (MURAWSKI et al., 1994) e *Eucalyptus globulos* (PATTERSON et al., 2001). Entretanto, outros fatores, como populações estruturadas em famílias e assincronismo no florescimento, podem contribuir para a ocorrência de variações na taxa de cruzamento individual.

As estimativas da correlação de paternidade (Tabela 5) foram altas e significativamente diferentes de zero em ambas as populações: $\hat{r}_p = 0,106 \pm 0,013$ (População Isolada) e $\hat{r}_p = 0,221 \pm 0,022$ (População Contínua), sugerindo que a maior parte das progênes de cruzamento são aparentadas no grau de irmãos-completos. Em concordância, a estimativa do coeficiente médio de coancestria ($\hat{\theta}_{xy}$) dentro de progênes foi próxima a esperada em progênes de irmãos-completos (0,25) para ambas as populações (0,193 e 0,222, para a População Contínua e para a População Isolada, respectivamente), sugerindo que as populações de *E. edulis* estão se regenerando por misturas de irmãos de autofecundação, meios-irmãos e irmãos-completos. Isto explica a alta taxa detectada de cruzamento entre indivíduos parentes nas populações, e a estimativa das proporções dos diferentes tipos de progênes confirma este resultado.

Altas correlações de paternidade em progênes de polinização aberta de *E. edulis* também foram relatadas por Gaiotto et al. (2003) em duas populações do Distrito Federal, com valores de 0,71 e 0,73. Por outro lado, Conte et al. (2004) detectaram baixa correlação de paternidade (0,103) em uma população do Estado de Santa Catarina. Altas correlações de paternidade em progênes de polinização aberta de espécies arbóreas tropicais também têm sido observadas em diversos outros estudos. Seoane

et al. (2000), estudando por isoenzimas progênies de polinização livre de *Esenbeckia leiocarpa*, detectaram correlações de paternidade de $0,749 \pm 0,080$ e $0,986 \pm 0,037$, em duas populações fragmentadas do sudeste brasileiro. Souza et al. (2003), estudando por isoenzimas progênies de *Chorisia speciosa* em uma população, encontraram alta e significativa correlação de paternidade ($\hat{r}_p = 0,875 \pm 0,063$). Alves et al. (2003), estudando progênies de polinização aberta de *Teobroma grandiflorum*, detectaram \hat{r}_p de 0,930 em uma população da Amazônia Oriental.

Altas e significativas correlações de paternidade implicam que o número de polinizadores efetivos é restrito (RITLAND, 1989). Assumindo que a polinização ocorre dentro das vizinhanças de uma árvore materna, que todas as árvores vizinhas têm a mesma probabilidade de polinizar uma determinada árvore e que a polinização decorre de visitas independentes dos vetores de polinização, determina-se que o número médio de polinizadores efetivo por árvore foi de 10 ($1/\hat{r}_p = 1/0,106$) na População Isolada e 5 ($1/0,222$) na População Contínua. A causa da correlação de paternidade em *E. edulis* pode estar associada ao assincronismo no florescimento e comportamento do polinizador, visitando de forma sistemática árvores próximas.

3.4.5 Equilíbrio de Hardy-Weinberg entre gerações

As estimativas do índice de fixação foram positivas e estatisticamente diferentes de zero (Tabela 6), indicando excesso de homozigotos, na População Isolada, para adultos em cinco locos; para plântulas em seis locos e para progênies em quatro locos, sendo a média entre locos também positiva e significativamente diferente de zero para os três estágios; na População Contínua, para adultos em quatro locos, plântulas em cinco locos e progênies em quatro locos, sendo a média entre locos positiva e também significativamente diferente de zero para os três estágios. O índice de fixação foi negativo e estatisticamente diferente de zero, indicando excesso de heterozigotos em dois locos das progênies da População Contínua.

Tabela 6. Estimativas dos índices de fixação para locos microsatélites em adultos, progênies e plântulas de *Euterpe edulis* Martius.

População	Estágio	EE05	EE15	EE23	EE45	EE48	EE54	Média
Isolada	Adultos	0,194**	0,523**	0,344**	-0,022	0,062*	0,197**	0,224**
	Progênies	0,140**	-0,023	0,193**	0,301**	0,411**	-0,070	0,165*
	Plântulas	0,104**	0,748**	0,432**	0,172**	0,114**	0,273**	0,338**
Contínua	Adultos	0,230**	0,109	0,175**	0,098	0,397**	0,343**	0,223**
	Progênies	-0,066**	0,464**	0,185**	0,329**	0,144**	-0,054**	0,212*
	Plântulas	0,324**	-	0,348**	0,232*	0,264**	0,127**	0,257**

** : $P < 0,01$; * : $P < 0,05$.

Com estes resultados, verifica-se que apenas 16,7 % dos valores individuais do índice de fixação na População Isolada e 11,8 % dos valores na População Contínua não foram estatisticamente diferentes de zero, ou seja, estavam ajustados ao modelo de equilíbrio de Hardy-Weinberg. Por outro lado, todos os valores médios estimados entre locos foram significativamente diferentes de zero. Estes resultados mostram clara ausência de EHW nas populações e indicam desvios de cruzamentos aleatórios e/ou a atuação de forças evolutivas como deriva genética ou fluxo gênico. Exclui-se o caso de seleção natural, visto que locos microssatélites são, teoricamente, neutros e, portanto, não estariam sobre os efeitos de tal fator evolutivo. Valores positivos e estatisticamente diferentes de zero indicam excesso de homozigotos e podem ser associados mais comumente a algum tipo de endogamia e/ou deriva genética aleatória. Já valores negativos significativamente diferentes de zero indicam excesso de heterozigotos e podem estar associados mais comumente ao fluxo gênico ou mesmo à seleção a favor de heterozigotos. Novamente é importante considerar a possibilidade de haver alelos nulos, levando a indivíduos heterozigotos serem considerados homozigotos.

Os valores médios do índice de fixação para a classe de adultos de ambas as populações (0,223 e 0,224) foram positivos, estatisticamente diferentes de zero e muito semelhantes. A hipótese inicial era de que o índice de fixação seria semelhante para a classe de adultos de ambas as populações, o que de fato ocorreu, sugerindo que a degradação ambiental do fragmento florestal onde está a População Isolada, quando dos eventos reprodutivos que formaram os indivíduos adultos, ainda não era intensa o bastante a ponto de influenciar no processo reprodutivo da espécie, dando indícios de que nesta época a População Isolada não era uma população “dreno” (Capítulo I), pois provavelmente não estava experimentando uma deriva genética maior do que aquela atuando na População Contínua (BARTON; WHITLOCK, 2000).

As plântulas da População Contínua apresentaram um índice de fixação (0,257) menor do que as plântulas da População Isolada (0,338), sendo que esta diferença indica que o fluxo gênico via dispersão de sementes por zoocoria está alterado para a População Isolada, o que pode acarretar em

uma atuação da deriva genética aleatória maior para as plântulas desta população, levando a índices de fixação de valores maiores. No tocante às progênies, encontraram-se valores com uma diferença de cerca 28,5 %, com um índice de fixação maior para População Contínua; no entanto, dos seis valores do índice de fixação medidos para locos individuais, nas progênies da População Contínua, dois foram negativos e estatisticamente diferentes de zero, indicando excesso de heterozigotos.

A comparação dos índices de fixação em três diferentes gerações permite avaliar os possíveis efeitos da seleção sobre as estruturas genotípicas das populações. Neste estudo não foram detectados indícios de seleção entre as gerações. Nas três gerações das duas populações, os índices de fixação foram positivos e significativamente diferentes de zero (Tabela 6), indicando endogamia. O padrão de índices de fixação foi o mesmo nas duas populações, com maior valor na geração jovem, seguido pelas árvores adultas e finalmente pelas progênies. Na População Isolada, as diferenças entre gerações foram maiores, mas na População Contínua os valores do índice de fixação foram, em geral, semelhantes em magnitude entre as gerações, sugerindo que esta população encontra-se em equilíbrio de endogamia.

Gaiotto et al. (2001b) também estudaram três gerações de *E. edulis* em duas populações no Distrito Federal e, a exemplo do presente estudo, detectaram maiores indícios de endogamia na geração de plântulas, seguida da geração de adultos e finalmente pela geração de progênies. Já Conte (2004) estudou três gerações de *E. edulis* em quatro populações no Estado de Santa Catarina e não observou diferenças significativas no índice de fixação entre gerações. Contudo, na média das quatro populações, o autor detectou menor índice de fixação nas árvores jovens (0,024), seguido da geração adulta (0,034) e da geração de plântulas (0,071), com leve tendência de seleção contra homozigotos entre a geração de plântulas para a adulta, embora as diferenças não tenham sido significativas.

3.4.6 Estrutura genética entre gerações

Quando analisada toda a população, a divergência genética (Tabela 7) assumiu um valor consideravelmente maior na População Contínua (0,087)

do que na População Isolada (0,053), o que pode ser explicado por maior fluxo gênico originado de indivíduos no próprio remanescente populacional que não foram amostrados, de outros remanescentes populacionais do próprio fragmento florestal Macaé de Cima (Capítulo I), e de remanescentes populacionais em fragmentos florestais vizinhos.

Tabela 7. Comparação da estimativa da divergência genética entre gerações pelo método de Slatkin (\hat{R}_{HO}), em duas populações de *Euterpe edulis* Martius.

População	Comparação	\hat{R}_{HO}
Isolada	Adultos e Plântulas	0,005 (-0,007 a 0,077)*
	Adultos e Progênies	0,087 (0,043 a 0,166)*
		0,081 (0,032 a 0,169)*
	Plântulas e Progênies	
	Toda a população	0,053 (0,033 a 0,112)*
Contínua	Adulto e Plântulas	0,014 (-0,001 a 0,139)*
	Adultos e Progênies	0,074 (0,036 a 0,116)*
	Plântulas e Progênies	0,165 (0,102 a 0,280)*
	Toda a população	0,087 (0,062 a 0,161)*

* - Os valores entre parenteses indicam o intervalo de confiança a 95 % de probabilidade, obtido por 10 mil reamostragens bootstrap.

As divergências genéticas entre as frequências alélicas de adultos e plântulas não foram diferente de zero em nenhuma das populações (Isolada: \hat{R}_{HO} = 0,005; Contínua: \hat{R}_{HO} = 0,014), indicando mesma estrutura alélica para ambas as gerações. Por outro lado, as divergências genéticas entre adultos e progênies (Isolada: \hat{R}_{HO} = 0,087; Contínua: \hat{R}_{HO} = 0,074) e plântulas e progênies (Isolada: \hat{R}_{HO} = 0,081; Contínua: \hat{R}_{HO} = 0,165) foram significativamente diferentes de zero em ambas as populações, indicando alterações na estrutura genética das progênies em relação às gerações de adultos e plântulas. Estas alterações podem ser causadas por seleção natural, deriva genética e migração. Descarta-se a seleção, considerando que estas diferenças foram observadas a partir de um marcador neutro, microssatélite. A causa mais provável é a deriva genética aleatória ocorrendo no processo de reprodução e o provável fluxo

de genes para as populações. Como visto no Capítulo II, ao estudar o sistema de reprodução nestas populações, detectou-se, comparando a frequência alélica na progênie com relação ao pólen e óvulos efetivos, desvios de cruzamentos aleatórios e que a proporção de progênies de irmãos-completos era de aproximadamente 10 % na População Isolada e 20 % na População Contínua. Desvios de cruzamentos aleatórios e cruzamentos biparentais são indicativos de deriva genética no processo de reprodução. Ainda, o fluxo gênico via pólen também pode levar a diferenças nas frequências alélicas entre a geração parental e as suas progênies. Assim, as divergências genéticas observadas entre as gerações adultas e plântulas, em relação às progênies, devem ter ocorrido provavelmente devido à deriva genética no processo de reprodução, combinado com fluxo gênico de fora da população. Outra explicação pode ser que a população reprodutiva é maior do que a população amostrada.

3.4.7 Diversidade Genética Intrapopulacional

A População Contínua, em termos gerais, apresentou maiores níveis de diversidade genética em relação à População Isolada (Tabela 8). O número médio de alelos por loco foi menor na População Contínua ($\hat{A} = 10,7$), em relação à isolada ($\hat{A} = 11,3$), mas o número efetivo de alelos por locos, que mede a diversidade alélica em termos de diferentes alelos e frequências dos alelos foi maior na População Contínua ($\hat{A}_e = 4,7$) em relação à isolada ($\hat{A}_e = 3,9$). As heterozigosidades médias esperadas em equilíbrio de Hardy-Weinberg (H_e) e observadas (H_o) foram maiores na População Contínua do que na Isolada.

Comparando estes resultados aos relatados por Gaiotto et al. (2001b), estudando duas populações de *E. edulis* no Distrito Federal, verificam-se valores muito semelhantes. Os autores detectaram, para a média das populações, que o número médio de alelos por locos foi 10,8, que a heterozigosidade esperada foi 0,749 e a observada foi 0,690, valores próximos aos obtidos no presente trabalho. Contudo, comparando-se os resultados deste estudo com os detectados por Conte (2004) para quatro populações de *E. edulis*, no Estado de Santa Catarina, verifica-se que os níveis de diversidade genética são, em geral, inferiores. O autor detectou

para as médias das populações de plântulas, progênies e adultos, número médio de alelos por locos variando de 14,1 a 14,5, heterozigosidade esperada variando de 0,781 a 0,785 e heterozigosidade observada entre 0,678 e 0,709. Tanto nas populações deste estudo quanto nas citadas, os níveis de heterozigosidades são altos. Altas heterozigosidades são desejáveis, considerando o grande número de recombinações genotípicas possíveis nas próximas gerações, capacitando as populações à melhor adaptação local e colonização de novos ambientes (SEBBENN et al., 1998a; SEOANE et al., 2000a). Os altos níveis de diversidade genética detectados e o conseqüente alto potencial evolutivo da espécie podem ser explicados pela sua ampla distribuição geográfica, que vai do Estado da Bahia ao Rio Grande do Sul e de sua alta densidade populacional que varia de 50 a 150 indivíduos adultos por hectare.

Tabela 8. Estimativas de índices de diversidade genética considerando quatro locos microssatélites em indivíduos adultos, plântulas e progênies, em duas populações de *Euterpe edulis* no Estado do Rio de Janeiro.

População	Fase	<i>N</i>	\hat{A}	\hat{A}_e	H_e	H_o
Isolada	Adultos	34	12,2	5,3	0,813	0,677
	Plântulas	47	12,7	4,6	0,781	0,541
	Progênies	57	9,0	2,7	0,636	0,553
	Média	-	11,3	3,9	0,743	0,590
Contínua	Adultos	43	10,7	6,1	0,835	0,625
	Plântulas	32	11,0	6,6	0,848	0,636
	Progênies	86	10,5	3,1	0,674	0,566
	Média	-	10,7	4,7	0,786	0,609

n = tamanho amostral; \hat{A} = número médio de alelos por loco; \hat{A}_e = número médio efetivo de alelos por loco; H_e = heterozigosidade média esperada em equilíbrio de Hardy-Weinberg; H_o = heterozigosidade média observada.

3.5 CONSIDERAÇÕES FINAIS

Não foram observados indícios de que a fragmentação florestal interfira no sistema de reprodução da espécie. Pelo contrário, as taxas de endogamia e os índices de cruzamentos correlacionados foram maiores na População Contínua do que na População fragmentada. Há alguns aspectos a serem considerados neste estudo que podem ter levado a este resultado.

Em primeiro lugar, a coleta das sementes para o teste de progênes foi primeiramente realizada na População Contínua, e depois na População Isolada. Na População Contínua, este procedimento foi relativamente fácil, dada tanto a grande abundância de indivíduos adultos com infrutescências maduras e como a grande quantidade de frutos nestas infrutescências. Depois, esta coleta de progênes, na População Isolada, se mostrou mais difícil, pois poucos eram os adultos com infrutescências e as poucas disponíveis apresentavam poucos frutos. Estas diferenças fizeram com que as progênes, na População Isolada, fossem coletadas muito mais espaçadamente entre si do que na População Contínua. Em uma espécie com estruturação genética espacial, esta diferença de espaçamento entre as matrizes das progênes pode ser o suficiente para que haja um maior parentesco entre as progênes, pois matrizes mais perto entre si tem mais probabilidade de um maior grau de parentesco. Além do mais, flores em matrizes menos distantes têm a maior probabilidade de visitas sequenciais de polinizadores do que entre flores de matrizes mais distantes.

Em segundo lugar, a fragmentação florestal pode levar a uma alteração na abundância de indivíduos das espécies presentes nos fragmentos florestais e levar também a entrada de novas espécies. Estas alterações podem ter ocorrido para insetos capazes de polinizar *E. Edulis*, de modo que, em fragmentos florestais, em comparação à floresta contínua, os eventos de polinização de *E. Edulis* podem ser mais freqüentes e resultarem em menores taxas de endogamia e índices de cruzamentos correlacionados.

Sugestões podem ser feitas para futuros estudos sobre os efeitos da fragmentação florestal sobre o sistema de cruzamento e a estrutura genética temporal. A mais óbvia recomendação, mas muitas vezes logisticamente difícil, é realizar repetições de Populações Contínuas e

Populações Isoladas. Uma segunda sugestão é buscar iniciar os esforços amostrais pela área mais degradada, pois ali poderá haver limitações populacionais que determinarão a amostragem possível e que poderão ser repetidas nas áreas mais conservadas.

Uma terceira sugestão possível é atentar para a densidade de indivíduos adultos do remanescente populacional da População Isolada escolhida. No presente estudo, o remanescente populacional da Serra de Camburi foi o escolhido para ser o exemplo de População Isolada. Há neste fragmento florestal como um todo cerca de 240 indivíduos adultos, (Tabela 3, Capítulo I), que representa bem mais de uma unidade panmítica da espécie (60 indivíduos adultos, REIS, 1996). Estes se encontram altamente agrupados, com uma alta densidade de indivíduos por hectare no remanescente populacional (192 adultos por hectare, Tabela 1, Capítulo I). Assim, os resultados aqui refletem que a fragmentação florestal não afeta o sistema de cruzamento de populações que, apesar de estarem isoladas por quilômetros de outras, mantêm ao menos quatro unidades panmíticas e a alta densidade de indivíduos por hectare característica da espécie. Assim, sugere-se que em futuros estudos seja averiguado se a fragmentação florestal está causando efeitos deletérios no sistema de cruzamento em: 1 – Remanescentes populacionais de baixa densidade por hectare, mas que mantêm ao menos uma unidade panmítica como, por exemplo, o remanescente populacional da Serra de Mato Grosso, que possui uma densidade populacional de menos de 60 indivíduos adultos por hectare e cerca de 1.120 indivíduos adultos no fragmento florestal com um todo (Tabela 1, Capítulo I); e 2 – Remanescentes populacionais que não atinjam nem uma unidade panmítica (67 indivíduos) nem mantenham a densidade mínima para a manutenção da estrutura genética populacional (60 indivíduos reprodutivos por hectare; REIS, 1996; REIS et al. (2000c). Nenhum dos remanescentes populacionais caracterizados no Capítulo I deste trabalho apresentava estas condições tão críticas mas, infelizmente, eles certamente existem na Região dos Lagos e em muitos outros locais dentro da área geográfica de ocorrência da espécie.

4. EFEITOS DA FRAGMENTAÇÃO FLORESTAL SOBRE A IMIGRAÇÃO DE SEMENTES DE *Euterpe edulis*

4.1 INTRODUÇÃO

Euterpe edulis produz grande quantidade de frutos, podendo chegar a mais de 300 mil por hectare (REIS; KAGEYAMA, 2000), e pode ser considerada como uma espécie-chave, conceito este desenvolvido por PAINE (1966) e trazido para os estudos das florestas tropicais por TERBORGH (1986), pois seus frutos ficam maduros em uma época de escassez geral de alimentos, quando então são consumidos por um grande número de aves e mamíferos (REIS, 1995; GALETTI; ALEIXO, 1998; REIS; KAGEYAMA, 2000). Neste sentido, possíveis alterações nas dinâmicas populacionais da espécie, decorrentes das atividades humanas, devem ser pesquisadas, monitoradas e atenuadas, para que suas populações e toda a gama de animais frugívoros associada a ela continuem a existir em suas áreas de ocorrência natural.

O presente estudo se concentra em uma importante estratégia natural da espécie: a dispersão de sementes e os efeitos da fragmentação florestal sobre esta. Geralmente os estudos de genética de populações, incluindo aqueles que estudam os efeitos da fragmentação florestal, envolvem duas fases de vida dos vegetais: adultos reprodutivos e suas progênes, tanto ao nível mundial (BAWA, 1974; ELLSTRAND, 1990; HALL et al., 1996; CHASE et al., 1996a, 1996b), quanto no Brasil (SEOANE et al., 2000a, 2000b; SEBBENN et al., 1998a, 1998b; 2000; 2002) e mais especificamente para *E. edulis* (REIS et al., 2000c, GAIOTTO et al., 2001). Poucos estudos de genética de populações abordam o fluxo gênico através da dispersão de sementes nas espécies arbóreas tropicais (HAMRICK; LOVELESS, 1986; PACHECO; SIMONETTI, 2000), pois muitas vezes a análise do fluxo gênico via dispersão de sementes é ignorada por ser de grande dificuldade experimental (DENSLOW; HARTSHORN, 1994; BAWA, 1974).

A análise genética dos adultos nos permite inferir sobre o fluxo gênico “histórico”, em que se mesclam vários fatores evolutivos, incluindo, talvez, a seleção de alelos não neutros. Já a análise das progênes concentra-se na

migração de alelos potencialmente realizada pela polinização e não na migração de alelos realizada pela dispersão de sementes, uma etapa posterior. No entanto, ao estudar-se *E. edulis*, torna-se imperativo analisar a dispersão de sementes, pois o fluxo gênico da espécie é provavelmente realizado em grande parte por ela através dos mais variados tipos de animais, muitos deles dispersores de longa distância. Já a polinização é realizada principalmente por pequenos insetos (MANTOVANI; MORELLATO, 2000), com o alcance de vôo provavelmente muito mais limitado.

A grande produção de frutos em *E. edulis* resulta em um expressivo banco de plântulas sob os adultos reprodutivos, uma estratégia natural para a regeneração das populações da espécie (REIS, 1995; REIS et al., 1996; REIS et al., 2000a). Estes frutos são altamente consumidos por animais que dispersam as sementes de *E. edulis* para longe da planta matriz e mesmo para outras localidades, sendo também uma estratégia natural da espécie, tanto para a manutenção da diversidade genética das populações quanto para a colonização de novas áreas.

No presente trabalho, seguindo a definição de Howe (1986) e Reis e Kageyama (2000), se conceitua “dispersão de sementes” como o transporte das sementes para um local próximo ou distante da planta matriz, o que pode variar de centímetros a quilômetros. Dentro das florestas tropicais, a síndrome de dispersão de sementes mais freqüente é a zoocórica, sendo normalmente entre 60 % e 90 % as espécies adaptadas a este tipo de transporte (HOWE; SMALLWOOD, 1982; LEVEY et al., 1994; REIS; KAGEYAMA, 2000), o qual predomina nas palmeiras (TERBORGH, 1986; REIS; KAGEYAMA, 2000). O gênero *Euterpe* é classificado por Pijl (1972) como tendo um processo de dispersão de sementes entre a sinzoocoria (sem percorrer o trato digestivo do animal) e a endozoocoria (percorrendo o trato digestivo do animal e saindo nas fezes). Os frutos de *E. edulis* são do tipo drupa. Neste e em outros trabalhos, o conjunto “semente mais endocarpo” é tratado como “semente”, formando a unidade de dispersão mais simples da espécie (REIS, 1995; HENDERSON, 2000; QUEIROZ, 2000; REIS; KAGEYAMA, 2000).

O fluxo gênico via dispersão de sementes é provavelmente uma importante estratégia de vida de *E. edulis* para manter seus tamanhos populacionais, a composição hereditária de sua plasticidade ambiental e a sua capacidade de colonizar novos espaços. Segundo a hipótese de Janzen-Connell, a maioria das sementes produzidas nos vegetais cai perto da planta matriz, onde a probabilidade de mortalidade causada por predação e ataque de fungos é mais alta, diminuindo com o aumento da distância da planta matriz, devendo aparecer um pico de recrutamento a alguma distância dela, determinado, por um lado, pela menor chance de mortalidade pela distância da planta matriz, e por outro, pelo número de sementes que chegam nos locais, o que vai diminuindo com o aumento desta distância (JANZEN, 1970; CONNELL, 1971, 1979). Assim, a frugivoria e a conseqüente dispersão de uma quantidade de frutos para longe da planta matriz que acarretasse um número grande de plântulas sendo imigrantes, poderia representar uma estratégia adaptativa ótima para *E. edulis*, pois a densidade alta de indivíduos perto da planta matriz se traduziria em uma mortalidade muito alta tanto das sementes quanto das plântulas originadas destas. Portanto, uma intensa dispersão de sementes para longe da planta matriz evitaria a predação destes indivíduos “fora do padrão” (*outliers*) e ao mesmo tempo produziria uma quantidade suficiente destes.

4.1.1 Estimativas de fluxo gênico

Existem duas categorias de métodos para se estimar fluxo gênico: 1 – Os métodos indiretos, onde os níveis históricos de fluxo gênico são estimados baseando-se na diversidade genética entre populações (WRIGHT, 1931; 1951; SLATKIN, 1985; HAMRICK et al., 2000; SEOANE et al., 2000; REIS et al., 2000c; SEBBENN et al., 2000). 2 – Métodos diretos, onde o fluxo gênico é estimado baseando-se em observações de movimentos de pólen e sementes marcados e vetores de semente e pólen, ou identificando-se alelos ou genótipos imigrantes.

Os métodos indiretos são limitados, pois estimam níveis históricos de fluxo gênico que podem não representar as taxas atuais de fluxo gênico (HAMRICK; NASON, 2000), e requerem várias premissas, entre elas que as populações analisadas estão em equilíbrio genético e demográfico. Outra

premissa que estes métodos assumem é que a estrutura genética entre populações é causada por um balanço entre fluxo gênico e deriva genética, com a seleção não atuando na variação genética, o que é difícil de ser testado (HAMRICK; NASON, 2000).

Entre os métodos diretos, o mais simples e com a menor demanda tecnológica é a observação do movimento dos agentes de dispersão de pólen e sementes (por exemplo, animais) de uma planta para outra ou de uma população para outra. Atualmente também estão em disponibilidade, para a pesquisa de genética de populações, marcadores genéticos codominantes e, à princípio, neutros, como as isoenzimas e os microssatélites. Estes marcadores moleculares, com o auxílio de procedimentos estatísticos avançados, fornecem o mais acurado método de estimar diretamente as taxas de fluxo gênico em populações de plantas (HAMRICK; NASON, 2000).

O presente capítulo se concentra em analisar dois remanescentes populacionais em diferentes condições de fragmentação florestal, quanto ao fluxo gênico via dispersão de sementes.

4.2 OBJETIVO

O objetivo geral deste trabalho foi oferecer fundamentos para a elaboração de estratégias de conservação da espécie *Euterpe edulis* Martius e da floresta tropical como um todo, notavelmente a presente na região estudada, ao verificar efeitos da fragmentação florestal sobre o fluxo gênico via dispersão de sementes.

4.3 MATERIAL E MÉTODOS

4.3.1 Análise de microssatélites (SSRs)

Para os estudos de sistema de cruzamento, estrutura genética temporal e dispersão de sementes, tecidos foliares, analisados segundo as especificações citadas nos capítulos, tiveram seu DNA extraído, segundo a metodologia proposta por Ferreira e Grattapaglia (1996), adaptada por Gaiotto et al. (2001b). Para se quantificar o DNA presente no material extraído correu-se 2,5 ml da amostra adicionados de 2 ml de tampão TE e

7,5 ml de H₂O m.l.q. em gel de agarose por cerca de 15 minutos em eletroforese. O resultado foi comparado com os dos DNAs de concentrações conhecidas (50, 100 e 300 hg/ml) colocadas no mesmo gel. Para se chegar à concentração adequada para os estudos de polimorfismo de SSRs, de cerca de 2,5 hg/ml, adicionou-se uma determinada quantidade de H₂O m.l.q., calculada com auxílio de uma planilha do programa Excell. Para a amplificação das amostras em PCR, utilizou-se 3 ml da amostra adicionados de 1,34 ml de H₂O, 1,3 ml de Tp10x, 1,3 ml de dNTP (2,5 mM), 1,3 ml de BSA (2,5 mg/ml), 4,3 ml de Primer (0.9 mM) e 0,2 ml de *Taq* polimerase (5u/ml). O programa utilizado para a amplificação foi o denominado "micro 56": 96 °C por 2 minutos, 30 ciclos de 94 °C por um minuto, temperatura específica de anelamento do primer por um minuto, 72 °C por um minuto, 72 °C por sete minutos.

Em cada gel correram cerca de 90 amostras. Três ml das amostras amplificadas foram colocadas para correr, por cerca de uma hora, em um gel de poliacrilamida 4% pré-aquecido e com corrente testada, contendo 8 M de uréia. Na etapa da coloração foi utilizado o seguinte protocolo, adaptado de Ferreira e Gattaplagia (1996): *fix stop* (formamida) por 20 minutos, três banhos de água de dois minutos, banho em nitrato de prata por 30 minutos, banho em água por 10 segundos, banho em revelador por até sete minutos, banho em *fix stop* por cinco minutos e em água por cinco minutos. Os géis eram interpretados depois de secarem por cerca de 24 horas, escaneados e devidamente descartados. As temperaturas de anelamento dos "primers" são as seguintes: EE05: 56°C; EE15: 64°C; EE23: 58°C; EE48: 56 °C e EE54: 56 °C (GAIOTTO et al., 2001a).

4.3.2 Análise da imigração de sementes

Tanto na população Isolada quanto na População Contínua, foram demarcadas parcelas, doravante denominadas subpopulações, cinco em cada uma das populações. O critério de escolha para os locais estabelecidos para estas subpopulações foi o de encontrar, dentro das populações, locais de máxima presença dos elementos estudados.

Em cada um dos remanescentes populacionais, em cinco subpopulações, a partir de um indivíduo adulto central, que foi posteriormente genotipado,

traçava-se um círculo de raio de 30 m, onde foi realizada a amostragem do banco de plântulas. Este comprimento de raio foi estabelecido como sendo a área em volta de um indivíduo adulto onde as plântulas são suas filhas, baseando-se em que 30 m é o dobro da altura máxima que os indivíduos de *E. edulis* alcançam 15 m (HENDERSON, 2000), considerando que a distância que a barocoria pode lançar o fruto raramente excede o dobro da altura da árvore (ELDRIDGE et al., 1993; SEBBENN et al., 2002).

Assim, a partir de um indivíduo central, amostrou-se e, posteriormente, genotipou-se o banco de plântulas em um raio de 30 m.

Por ser logisticamente inviável a genotipagem de todas as plântulas dentro dos raios estabelecidos, só foram amostradas:

1- Plântulas que eram isoladas de outras por mais de 30 cm, doravante denominadas “plântulas isoladas”, evitando-se assim ter que genotipar o grande número delas originado de sementes que chegaram ao banco de plântulas com a queda da infrutescência.

2- Plântulas que ainda tivessem o fruto ou parte dele, evitando-se assim a coleta das originadas de sementes germinadas há mais de dois anos, que é, aproximadamente, o tempo que os resquícios das sementes continuam anexados às plântulas (M. REIS, com Pess.).

Realizada a estatística, descrita a seguir, aquela plântula que se mostrou como não sendo filha deste indivíduo central, 1- Ou é filha de algum indivíduo adulto a menos de 30 m de distância, 2 - Ou chegou ali após ser trazida por dispersores de semente, ou seja, é uma plântula imigrante.

Para se distinguir os caso 1 e 2 do parágrafo anterior, também amostraram-se e posteriormente genotiparam-se todos os indivíduo adultos em um raio de 60 m a partir do indivíduo central. Seguindo estes critérios, foram amostrados 34 e 43 indivíduos adultos da População Isolada e Contínua, respectivamente.

Para o estudo da imigração de sementes, foram comparados os genótipos de plântulas e adultos, tanto na População Isolada quanto na População Contínua, fazendo-se testes de exclusão de paternidade usando o programa

CERVUS 2.0 (MARSHALL et al., 1998). A estimativa das plântulas originadas de sementes imigrantes foi baseada em duas comparações, em cada população:

1- Na comparação dos genótipos dos indivíduos adultos com os das plântulas de toda a população (análise populacional);

2 - Na comparação dos genótipos dos indivíduos do banco de plântulas com os das matrizes locais, para averiguar qual seria a proporção de plântulas que não teriam como matriz nenhuma das matrizes locais (análise subpopulacional).

Estas comparações permitiram separar as plântulas amostradas em três grupos, em relação à localização de seu indivíduo matriz: 1- Parental dentro da mesma subpopulação local do banco de plântula amostrado; 2- Parental de uma das outras subpopulações amostradas e 3 – Parental de local não amostrado (Figura 5).

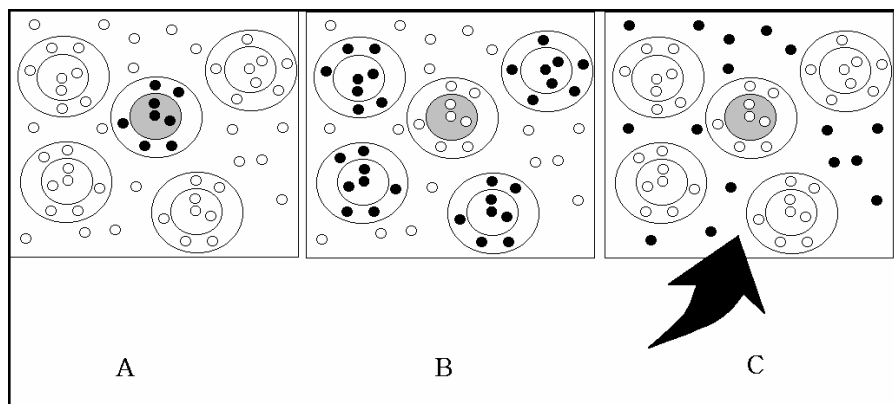


Figura 5. Esquema demonstrativo da paternidade de plântulas do banco de plântulas amostrado (na cor cinza), com três resultados possíveis, quanto à localização do verdadeiro parental (em cor preta): A - Parental dentro da mesma subpopulação local do banco de plântula amostrado; B - Parental de uma das outras subpopulações amostradas e C - Parental de local não amostrado.

O programa CERVUS 2.0 calcula, para cada um dos locos, uma razão entre as probabilidades de duas hipóteses alternativas (*likelihood ratio*) para cada candidato a parental, de modo que a razão de máxima verossimilhança (*likelihood ratio*) é $LR = H_{(1)}/H_{(0)}$, onde a hipótese $H_{(1)}$ representa que o candidato é o verdadeiro parental e $H_{(0)}$ representa que o parental é de

ocorrência aleatória na população. Um LR total para cada candidato é calculado por multiplicação dos LR de cada loco individual, assumindo-se segregação independente entre locos (locos em equilíbrio de ligação). O logaritmo natural (\log_e) deste LR total é denominado de LOD score. LOD score positivo implica em uma maior probabilidade do candidato ser o parental verdadeiro do que a probabilidade de um indivíduo selecionado aleatoriamente sê-lo. Quando dois ou mais candidatos apresentam um LOD score positivo, uma estatística Δ é aplicada. Δ é definido como a diferença do LOD score entre o mais provável parental (maior LOD score positivo) e o segundo mais provável parental (segundo maior LOD score positivo).

A significância dos valores de Δ é acessada por testes de paternidade simulados pelo programa. A simulação baseia-se nas frequências alélicas observadas na população (baseada nos genótipos de todas as árvores adultas e plântulas de ambas as populações) com o objetivo de gerar distribuições do Δ . A simulação gera valores críticos, de modo que a significância dos valores de Δ , encontrados nos testes de paternidade conduzidos na população estudada, possa ser determinada. O parental com o maior LOD score será assinalado como o parental verdadeiro se a diferença entre o seu LOD score e o do segundo candidato a parental (Δ score) for maior do que o Δ crítico. Os pressupostos usados nas inferências de paternidade foram os seguintes: admitiu-se que cada árvore matriz tinha 10 árvores vizinhas (vizinhança reprodutiva), que a proporção de árvores amostradas foi de 50 % e a taxa de erro de genotipagem de 0,01. Foram usados 10 mil repetições nas simulações e dois níveis de confiança, restrito de 95 % e relaxado de 80 %, para determinar um verdadeiro parental, conforme sugerem Marshall et al. (1998).

4.3.3 Estimativa do fluxo gênico via dispersão de sementes

A estimativa do fluxo gênico via dispersão de sementes foi analisado a partir dos resultados da análise da imigração de sementes. Em termos de fluxo gênico, as sementes foram separadas em três classes: 1- Sementes originadas na subpopulação (sem fluxo gênico), 2- sementes originadas em outras subpopulações amostradas do remanescente populacional e 3 - sementes de origem desconhecida.

O número de sementes originadas na subpopulação (sem fluxo gênico) foi calculado a partir do número de plântulas por hectare, multiplicado pela proporção de plântulas isoladas em relação ao total de plântulas (0,2) (SEOANE, 2008?) dados não publicados), multiplicado pela porcentagem de plântulas com parental dentro da subpopulação, multiplicado pela proporção do número das sementes no solo por hectare em relação ao número de plântulas por hectare (4,23) que é a proporção, encontrada por Reis (1995) de sementes no solo para cada plântula, em Blumenau, SC, somado ao número de plântulas por hectare multiplicado da proporção ao número de plântulas em reboleiras em relação ao total de plântulas.

O número de sementes originadas em outras subpopulações amostradas do remanescente populacional foi também calculado a partir do número de plântulas por hectare multiplicado, pela proporção de plântulas isoladas em relação ao total de plântulas (0,2), multiplicado pela porcentagem de plântulas com parental de uma das demais subpopulações amostradas, multiplicado pela proporção do número das sementes no solo por hectare em relação ao número de plântulas por hectare (4,23).

Como se genotipou somente plântulas isoladas, assume-se o pressuposto que, nas subpopulações, a mortalidade entre o estágio de sementes e o de plântulas não é afetada pela proximidade do indivíduo com outros indivíduos no mesmo estágio. Um fator que foi considerado nesta análise foi o de que das sementes dispersas, muitas provavelmente não germinam ou morrem antes de chegar a fase de plântula. Assim, o fluxo gênico via dispersão de sementes é maior do que a proporção de plântulas imigrantes quando sementes.

O número de sementes de origem desconhecida foi igualmente calculado a partir do número de plântulas por hectare, multiplicado pela proporção de plântulas isoladas em relação ao total de plântulas (0,2), multiplicado pela porcentagem de plântulas com parental de local não amostrado, multiplicado pela proporção do número das sementes no solo por hectare em relação ao número de plântulas por hectare (4,23).

4.4 RESULTADOS E DISCUSSÃO

4.4.1 Imigração de sementes

Conforme os resultados da Tabela 9 (Anexos 2, 3 e 4), 43 % das plântulas isoladas da População Isolada tiveram um parental, provavelmente a mãe, determinado dentro do conjunto de subpopulações amostradas, enquanto que na População Contínua apenas 3 %. Estes resultados refletem a densidade e a distribuição de indivíduos adultos nas duas localidades estudadas (Capítulo I). As densidades de indivíduos adultos no local das duas populações são semelhantes (Tabela 1), mas as quantidades e distribuições de indivíduos em toda a área do fragmento florestal e em toda a área da floresta contínua são muito diferentes (Tabela 3).

Há mais de um milhão de adultos reprodutivos na floresta contínua, sem barreiras antrópicas para ocorrer a polinização e a dispersão de sementes entre seus indivíduos, enquanto que no fragmento florestal teríamos apenas 240 indivíduos adultos reprodutivos participando dos eventos reprodutivos e de dispersão sem barreiras. Portanto, era esperado que a proporção da contribuição de genes advindos de adultos de fora das subpopulações amostradas, na floresta contínua, fosse proporcionalmente muito maior, e assim o foi, como mostra o resultado de que apenas 3 % das plântulas amostradas têm um dos genitores dentro das subpopulações amostradas, comparado com 43 % no fragmento florestal.

Tabela 9. Síntese da análise de paternidade de plântulas de duas populações de *E. edulis*, considerando o pool gênico do conjunto de adultos das subpopulações amostradas. O conjunto dos dados se encontram nos anexos 2, 3 e 4.

	População Isolada	População Contínua
Parental dentro da subpopulação	0,11	0,00
Parental dentro da área total amostrada	0,43	0,03
Parental de local não amostrado	0,57	0,97

A contribuição dos adultos de uma determinada subpopulação para a constituição genética das plântulas daquela subpopulação nos dá a proporção das plântulas que vieram de sementes que imigraram para a

subpopulação. Na População Isolada, 89 % das plântulas isoladas vieram, quando no estágio de semente, de fora da subpopulação e ali se estabeleceram com sucesso, sendo que entre estas, 43 % tiveram seu parental localizado dentro da área total amostrada e 46 % o parental não foi localizado. Já na População Contínua, 100 % das plântulas isoladas vieram, como sementes, de fora da subpopulação e ali se estabeleceram com sucesso, sendo que entre estas, 3 % tiveram seu parental localizado dentro da área total amostrada e em 97 % dos casos o parental não foi localizado.

4.4.2 Estimativa do fluxo gênico via sementes

Os resultados para as estimativas de fluxo gênico via dispersão de sementes se encontra na Tabela 10. Na População Isolada, 11 mil sementes caem ao solo, próximas de sua matriz e não sofrem dispersão secundária. O mesmo acontece, na População Contínua, com cerca de 36 mil sementes. Houve um fluxo gênico de mais de 1.500 sementes entre as subpopulações amostradas da População Isolada, enquanto que entre estas, na População Contínua, o fluxo gênico foi de apenas 136 sementes. O fluxo gênico oriundo de parentais não amostrados, entre eles indivíduos não amostrados no próprio remanescente populacional e indivíduos de outros remanescentes florestais apontou para um movimento de quase 800 sementes por ano por hectare na População Isolada e que cerca de 4.400 sementes de origem desconhecida chegam por ano, por hectare, a uma subpopulação da População Contínua.

Tabela 10. Estimativa de fluxo gênico via dispersão de sementes em dois remanescentes populacionais de *E. edulis*. Sementes por hectare por ano.

	População Isolada	População Contínua
Sementes no solo da subpopulação do indivíduo materno	11.012	35.702
Fluxo gênico entre subpopulações do remanescente	1.584	136
Fluxo gênico de origem desconhecida (intra e interpopulacional)	774	4.395

Estes resultados mostram possíveis efeitos da fragmentação florestal sobre a dinâmica populacional natural de *E. edulis*, através de alterações no sistema de fluxo gênico via dispersão de sementes. Pressupondo que a maior parte do fluxo gênico de origem desconhecida vem de parentais de outros remanescentes populacionais, tem-se que a fragmentação florestal leva, ao mesmo tempo, a uma severa redução, de mais de seis vezes, no fluxo gênico entre populações e a um aumento do fluxo gênico sistemático de mais de quatro vezes.

Seoane (1998) detectou fluxo gênico sistemático (neste caso, via pólen) em *Esenbeckia leiocarpa* Engler, estimando indiretamente fluxo gênico e utilizando marcadores isoenzimáticos e a estatística F_{ST} . Em semelhança ao presente trabalho, o fluxo gênico sistemático foi detectado no remanescente populacional situado em um fragmento florestal de cerca de 70 hectares, em comparação ao remanescente situado em um fragmento florestal de mais de 2 mil hectares, ambos na Floresta Semidecídua do Interior do Estado de São Paulo. Neste caso, no fragmento pequeno foi sugerido que as moscas polinizadoras, sem outras alternativas, visitaram as flores das poucas (cerca de quatro) subpopulações remanescentes, “num indo e vindo infinito”.

No presente estudo, os resultados sugerem que, para *Euterpe edulis*, na População Isolada, situada no fragmento florestal de Camburi, os animais frugívoros estariam se alimentando nos últimos indivíduos restantes do remanescente populacional existente neste fragmento florestal. Assim, os frugívoros, na População Isolada deste estudo, estariam agindo de maneira sistemática, “num indo e vindo infinito”, contudo havendo aqui frugívoros indo e voltando de outros remanescentes populacionais de *E. edulis*, mas em uma proporção seis vezes menor do que População Contínua, situada na Serra dos Órgãos .

As estimativas de fluxo gênico via dispersão de sementes apresentadas provavelmente subestimam o valor de fluxo gênico via dispersão de sementes ocorrente, pelos seguintes motivos:

1- Sementes dispersadas caindo fora de remanescentes populacionais. Estas não são incluídas nas estimativas deste estudo, pois foi necessário,

para viabilizá-lo logisticamente, amostrar-se parcelas somente nos remanescentes populacionais de *E. edulis*.

2- Sementes dispersadas em grupo, manipuladas na própria infrutescência ou coincidentemente caindo perto de outras sementes e/ou plântulas. Novamente, para ser viável, a metodologia foi restrita às plântulas isoladas, evitando assim a coleta de plântulas crescendo em grupo, muito mais numerosas e, mais provavelmente, originadas de uma queda da infrutescência de matrizes locais. No entanto, uma proporção desconhecida destas pode ter sido dispersa quando semente.

3- Sementes dispersadas, que apesar de possuírem em seu genótipo alelos “iguais em estado” e não “iguais em descendência” aos dos indivíduos adultos amostrados (HARTL; CLARCK, 1997), foram consideradas como tendo prováveis parentais entre os amostrados.

Em estudos futuros, sugere-se que, para a redução da subestimação de fluxo gênico, incluam-se parcelas fora dos remanescentes populacionais e também sejam amostradas plântulas não isoladas, além da utilização de pelo menos nove locos polimórficos nas análises genéticas.

4.5 CONSIDERAÇÕES FINAIS

O presente capítulo apresentou um método direto de estimativa de fluxo gênico via dispersão que pode ser utilizado para outras espécies, no entanto, com adequações de amostragem, conforme a espécie em questão, e a necessidade de se ter os marcadores moleculares microssatélites ou similares disponíveis, sendo estes geralmente gênero-específicos.

A combinação do método apresentado com métodos indiretos que utilizam marcadores moleculares e estatística F_{ST} ou similares é uma recomendação que pode ser extraída do presente estudo. Por exemplo, Seoane et al. [2008?] utilizam-se destes métodos indiretos para estudar a genética de populações dos sete remanescentes populacionais caracterizados no Capítulo I.

Os dados aqui obtidos devem ser extrapolados com cautela para outras situações ambientais encontradas nos locais de ocorrência da espécie e

merecem complementação e otimização da metodologia em futuros estudos concentrados nesta questão. A proporção de 4,23 sementes no solo para cada plântula, encontrada por Reis (1995) em Blumenau, SC, refere-se àquela situação específica e é no presente estudo utilizada por ser o único trabalho publicado com este detalhamento de pirâmide demográfica. Sugere-se a construção de pirâmide demográfica para cada remanescente populacional amostrado em futuros estudos sobre o fluxo gênico através da dispersão de sementes de *E.edulis*.

O aperfeiçoamento do presente método para o estudo da imigração de sementes e fluxo gênico, sua combinação com métodos indiretos da genética de populações e com métodos diretos de observação do comportamento dos frugívoros pode formar uma ferramenta bastante eficaz para mensurar o fluxo gênico via dispersão de sementes de *E. edulis* e as modificações quanti e qualitativas deste em sua distribuição geográfica e frente a diferentes situações impostas pela humanidade e para orientar ações de restauração ambiental.

5 CONSIDERAÇÕES FINAIS GERAIS

O levantamento e a caracterização dos remanescentes populacionais de *E. edulis* na região centro sul do Estado do Rio de Janeiro determinaram remanescentes populacionais significativos, isolados em trechos dos fragmentos florestais da Região dos Lagos, não conhecidos nos meios científicos, e populações contínuas na Região da Serra dos Órgãos.

A provável distribuição original da espécie na região, antes da intensificação dos processos de fragmentação florestal e extrativismo predatório, era uma população contínua tanto na Região da Serra dos Órgãos quanto na Região dos Lagos, sendo que nessa as densidades populacionais variavam de acordo com o stress hídrico e microclima local. A ação antrópica mais intensa em áreas planas e de fácil acesso, concentradas na Região dos Lagos, determinaram o estado atual de acentuada fragmentação florestal nesta região.

Foram detectadas alterações no banco de plântulas que podem ser associadas à fragmentação florestal. Para um futuro aprofundamento nesta questão, duas metodologias, que podem gerar dados importantes, são: 1- Levantamento da porcentagem de adultos com infrutescência e 2- Levantamento do número de frutos por infrutescência.

Foram verificados efeitos da fragmentação florestal sobre o sistema de reprodução que não os esperados quando da elaboração deste trabalho. Não foram verificados efeitos da fragmentação florestal sobre a conformidade das frequências alélicas com o equilíbrio de Hardy-Weinberg, nos níveis de variabilidade genética entre gerações e sobre a estrutura genética temporal. No entanto, a presente metodologia, realizada com uma amostragem e número de repetições maiores, aliada a outras metodologias, deve ser empregada para corroborar os dados aqui apresentados. Uma adequada amostragem para se estudar o fluxo de pólen pode ser realizada amostrando todos os indivíduos em um raio de 100 m, a partir de uma determinada árvore matriz, realizando cinco repetições.

Foram verificados efeitos da fragmentação florestal sobre o fluxo gênico via dispersão de sementes, levando ao mesmo tempo a uma severa redução de mais de seis vezes no fluxo gênico entre populações e a um aumento do fluxo gênico sistemático de mais de quatro vezes.

Portanto, os resultados obtidos neste estudo mostram que os efeitos da fragmentação florestal estão sendo expressos principalmente em mudanças no sistema de cruzamento, na diminuição do banco de plântulas, em um aumento do fluxo gênico sistemático dentro dos remanescentes populacionais e em uma severa redução no fluxo gênico via dispersão de sementes entre populações. Qual são as conseqüências destas alterações genéticas e numéricas para a conservação da espécie?

Do modelo de ilhas de Wright (1931) revisto por, entre outros, Slatkin (1985), Mills e Allendorf (1996) e mais recentemente por Wang (2004), surgiu uma das mais bem estabelecidas regras da conservação biológica, a *OMPG - One Migrant Per Generation*, ou 'Um Migrante Por Geração – UMPG', segundo a qual o nível mínimo apropriado de fluxo gênico, para manter a diversidade genética e evitar a depressão endogâmica em

populações fragmentadas, é a de no mínimo um indivíduo migrante por população local por geração, para aquelas espécies onde não há informações suficientes para serem realizados cálculos mais precisos. *E. edulis* é uma espécie já bastante estudada, sendo possível em estudos posteriores estabelecer níveis de migração adequados para sua conservação mais precisos do que os dados pela aplicação da regra OMPG. No entanto, ela atualmente é o melhor instrumento disponível e é utilizada na presente discussão.

Tendo como pressupostos os indivíduos componentes do banco de sementes de *E. edulis* representando uma geração, que os indivíduos adultos representam também uma geração, que a População Contínua do presente estudo apresenta-se constituída de um banco de sementes e de uma população adulta preservados e que a atual quantidade de adultos foi gerada a partir de um banco de sementes quantitativamente semelhante ao atual, temos que, em cada hectare da População Contínua, 45 mil sementes geram 190 adultos e, portanto, de cada 238 sementes no solo, uma vai atingir o estágio de indivíduo adulto.

Aplicando a regra OMPG a estes dados, tem-se que, em termos de conservação genética, necessitamos da manutenção de 238 a 2.380 sementes imigrantes por geração, para minimizar a perda de polimorfismo e heterozigosidade nos remanescentes populacionais devido ao isolamento causado pela fragmentação florestal. Na População Contínua, do total de sementes no solo por hectare, 8.789 são imigrantes. Na População Isolada, 1.249 sementes o são.

Portanto, segundo a regra OMPG, a diminuição do fluxo gênico a longa distância detectada no presente estudo não inviabiliza remanescentes populacionais isolados. Por outro lado, conforme os dados apresentados e discutidos no Capítulo 3, a fragmentação florestal pode levar a uma diminuição dos bancos de sementes e de plântulas. RIDGWAY (2005) encontrou uma situação semelhante acerca do fluxo gênico em uma espécie de coral do Oceano Índico, e sua conclusão, sugerindo que a conexão genética não implica necessariamente em números suficientes para a manutenção do remanescente e para colonização de novas áreas, parece se encaixar no presente estudo, conforme segue.

Considerando o pressuposto que a atual quantidade de adultos foi gerada a partir de um banco de plântulas quantitativamente semelhante ao atual, os dados de Reis (1995) sugerem que, em cada hectare da população por ele estudada, de cada 200 plântulas, uma chega ao estágio adulto.

Considerando esta proporção como válida para o presente estudo, as cerca de 4 mil plântulas por hectare na População Isolada irão gerar uma população com somente 20 adultos por hectare. Reis (1996) encontrou que o número mínimo de indivíduos adultos de *E. edulis* necessário para a manutenção de estrutura populacional é de 60 por hectare. Aliando esta previsão de uma relativamente pequena quantidade de adultos por hectare, 20, ao fato de que a População Isolada não ocupa nem um hectare, é sugerido a inviabilidade demográfica dos remanescentes populacionais em consequência da fragmentação florestal.

O processo de inviabilidade demográfica é previsto como acontecendo nos remanescentes populacionais isolados na seguinte seqüência: em um curto prazo de tempo, diminuição do banco de sementes e plântulas, o que, em um médio prazo, leva à diminuição geral do número de indivíduos em todos os estágios que, somada com a significativa exploração clandestina de adultos que acontece em grande parte dos remanescentes populacionais, irá levar diminuição maior ainda dos bancos e, finalmente, em um médio a longo prazo, trazer a extinção local da espécie.

Os métodos apresentados no presente estudo apresentam limitações logísticas quanto ao número de repetições possíveis, em certos aspectos insuficiente para separar os efeitos da fragmentação florestal de efeitos ambientais e locais. Esta separação será iniciada com o emprego de estudo da variação genética entre populações (SEOANE et al., 2008?). Para a diminuição do “ruído” ambiental, principalmente o do gradiente regional de estresse hídrico, futuros estudos sobre remanescentes populacionais devem ter sua amostragem realizadas em populações isoladas e contínuas localizadas em locais o mais ambientalmente semelhantes possível, e no caso da região do presente estudo, incluir mais remanescentes populacionais em fragmentos florestais da Região dos Órgãos, além do de Embaú, no presente estudo realizado somente com as metodologias do Capítulo I. E amostrar mais de um par de População Isolada/População

Continua nos estudos de sistema de cruzamento, estrutura genética temporal e imigração de sementes.

Os resultados obtidos referem-se às condições ambientais e populacionais específicas da área de estudo, e assim sua extrapolação para outras espécies e mesmo para remanescentes populacionais de *E. edulis* com outras densidades populacionais, histórico de perturbação e situados em regiões outras condições ambientais, deve ser realizada com cautela. No entanto, de acordo com estes resultados, pode-se esperar que, na área de ocorrência original de *E. Edulis*, quando ocorre a fragmentação florestal, há efeitos em cascata, sobre uma grande gama de espécies da fauna e flora, entre estes, os frugívoros associados à *E. Edulis* e, por conseqüência, também as espécies vegetais das quais estes frugívoros são naturalmente os dispersores de sementes.

Este estudo pode ser resumido como uma tentativa de se responder quais das seguintes opções é a correta:

1 - A fragmentação florestal levará à extinção de muitas espécies ainda hoje representadas nos fragmentos florestais.

2 – A fragmentação florestal é um fenômeno apenas visual, um arranjo espacial altamente perceptível ao homem moderno mas, para os remanescentes populacionais das espécies nativas, inócuo, de maneira que as barreiras agrícolas e urbanas que o homem criou, cria e criará são facilmente transponíveis e, por isto, não se constituindo mesmo em barreiras.

Pelos resultados não só do presente trabalho mas de um número crescente de estudos, infelizmente, a primeira opção parece ser a correta. Se para *E. edulis* está detectado que o fluxo gênico via dispersão de sementes sofre efeitos negativos devido à fragmentação florestal, pode-se imaginar, e esperar, efeitos muito mais severos para as espécies naturalmente menos agressivas, em termos de fluxo gênico, e com densidades muito menores do que os outrora quase infinitos palmitais.

Leis de proteção existem. Há o Parque Estadual da Serra da Tiririca, a Reserva Ecológica de Guapiaçú e a Reserva Ecológica de Macaé de Cima, e

os demais fragmentos tombados como parte da Reserva da Biosfera, além de protegidas pelo Código Florestal. Na prática, porém, somente na Reserva Ecológica de Guapiaçú, uma fazenda particular, existe a efetiva proteção da diversidade biológica.

Em muitos dos locais estudados neste trabalho, ao se retornar para novos trabalhos de campo, após alguns meses, era notável a presença de novas degradações: fogo, desmatamento, cortes de palmito, sinais de caçadores. Uma indicação de que um futuro sombrio, aparentemente, aguarda a maior parte dos remanescentes populacionais visitados.

No momento, está ao alcance trazer estes remanescentes para o conhecimento do meio científico. Pesquisam-se tecnologias de restauração de ecossistemas degradados, talvez já suficientemente avançadas para restaurar as conexões entre remanescentes da floresta tropical, insistentes em existir. O desafio consiste em testá-las e colocá-las em prática.

6. CONCLUSÃO FINAL

A fragmentação florestal não diminui a taxa de cruzamento de *E. edulis* em remanescentes com ao menos quatro unidades pamníticas e alta densidade, diminui o fluxo gênico via dispersão de sementes a longa distância, traz uma diminuição dos bancos de sementes e de plântulas e, conjuntamente com a extração clandestina dos indivíduos adultos, deve acarretar na inviabilidade demográfica dos remanescentes populacionais, levando à extinção local da espécie em médio prazo.

7 REFERÊNCIAS

- ALLARD, R.W. **Princípios do melhoramento genético das plantas**. São Paulo: Edgard Blucher, 1971. 381 p.
- ALVES, R. M.; ARTERO, A. S.; SEBBENN, A. M. FIGUEIRA, A. Mating system in natural population of *Theobroma grandiflorum* (Willd ex Spreng) Shumm. **Genetics and Molecular Biology**, v. 79, n. 2, p. 20-311, 2003.
- ASHTON, P. S. Speciation among tropical forest trees: some deductions in the light of recent evidence. **Biological Journal of Linnean Society**, v. 1, p. 155-196, 1969.

BARBIÉRE, E.; COSTA-NETO, R. C. Spatial and temporal variation of rainfall of the east coast and Atlantic Serra do Mar, State of Rio de Janeiro, Brazil. In: KNOPPERS, B.; BIDONE, E. D.; ABRÃO, J. J. (Ed.). **Environmental geochemistry of coastal lagoons systems, Rio de Janeiro, Brazil**. Niterói: EDUFF, 1999. p. 47-56. (Série geoquímica ambiental, v. 6).

BARRETT, S. C. H.; KOHN, J. R. Genetic and evolutionary consequences of small population size in plants: implications for conservation. In: FALK, D. A.; HOLSINGER, K. E. (Ed.) **Genetics and conservation of rare plants**. New York: Oxford University Press, 1991. p. 3-30.

BARTON, N. H.; WHITLOCK, M. C. The evolution of metapopulations. In: HANSKI, I.; GILPIN, M. E. (Ed.). **Metapopulation biology: ecology, genetics and evolution**. San Diego: Academic Press, 1997. p. 183-210.

BARROS, A. A. M.; SEOANE, C. E. S. A conservação do Parque Estadual da Serra da Tiririca-RJ. In: SEMINÁRIO OS DESCAMINHOS DO ESTADO DO RIO DE JANEIRO RUMO AO SÉCULO XXI, 1999, Niterói. **Anais**. Niterói: EDUFF, 1999. p. 114-124.

BAWA, K. S. Breeding systems of tree species of a lowland tropical community. **Evolution**, v. 28, p. 85-92, 1974.

BROWN, A. H. D. Enzyme polymorphism in plant populations. **Theoretical and Applied Genetics**, v. 15, p. 1-42, 1979.

BURGESS, I. P.; WILLIAMS, E. R.; BELL, J. C.; HARWOOD, C. E.; OWEN, J. V. The effect of outcrossing rate on the growth of selected families of *Eucalyptus grandis*. **Silvae Genetica**, v. 45, p. 97-100, 1996.

CHASE, M.; MOLLER, C.; KESSELI, R.; BAWA, K. S. Distant gene flow in tropical trees. **Nature**, v. 383, p. 398-399, 1996b.

CHASE, M.; KESSELI, R.; BAWA, K. S. Microsatellite markers for population and conservation genetics of tropical trees. **American Journal of Botany**, v. 8, p. 351-57, 1996a.

COCKERHAM, C. C. Variance of gene frequencies. **Evolution**, n. 23, p. 72-84, 1969.

CONNELL, J. H. On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and rain forests trees. In: DEN BOER, P. J.; GRADWELL, G. R. (Ed.). **Dynamic populations**. Oosterbeck: Center for Agricultural Publ. and Documentation, 1971. p. 298-312.

CONNELL, J. H. Tropical rain forests and coral reefs as open non equilibrium systems. In: ANDERSON, R. M.; TURNER, B. D.; TAYLOR, L. R. (Ed.). **Population dynamics**. Oxford: Blackwell Scientific Publ., 1979. p. 141-63.

CONTE, R. **Estrutura genética de populações de *Euterpe edulis* Mart. submetidas à ação antrópica utilizando marcadores alozímicos e microssatélites**. 2004. 124 f. Tese (Doutorado) - Instituto de Genética, ESALQ, Piracicaba.

CONTE, R.; REIS, M. S.; REIS, A.; MANTOVANI, A.; MARIOT, A.; FANTINI, A. C.; NODARI, R. O. Dinâmica da regeneração natural de *Euterpe edulis*. In: REIS, M. S.; REIS, A. (Ed.). *Euterpe edulis Martius – (palmiteiro)*: biologia, conservação e manejo. Itajaí: Herbário Barbosa Rodrigues, 2000. p. 106-130.

DENSLow, J. S.; HARTSHORN, G. S. Tree fall gap environments and forest dynamics processes. In: McDADE, L. A.; BAWA, K. S.; HESPEINHEIDE, H. A.; HARTSHORN, G. S. (Ed.). *La selva*: ecology and natural history of a neotropical rain forest. Chicago: University of Chicago Press, 1994. p. 120-127.

ELDRIDGE, K.; DAVIDSON, J.; HARWOOD, C.; WYK, G. van. **Eucalypt domestication and breeding**. Oxford: Clarendon Press, 1993. 288 p.

ELLSTRAND, N. C. Gene flow of pollen: implication for plant conservation genetics. *Oikos*, v. 63, p. 77-86, 1990.

FEDOROV, A. A. The structure of tropical rainforest and speciation in the humid tropics. *Journal of Ecology*, v. 60, p. 147-170, 1966.

FERREIRA, M. E.; GRATTAPAGLIA, D. **Introdução ao uso de marcadores moleculares em análise genética**. Brasília, DF: EMBRAPA-CENARGEN, 1996. 220 p. (EMBRAPA-CENARGEN. Documentos, 20).

FOLEY, P. Extinction models for local populations. In: HANSKI, I.; GILPIN, M. E. (Ed.). **Metapopulation biology**: ecology, genetics and evolution. San Diego: Academic Press, 1997. p. 215-246.

GAIOTTO, F. A.; BRONDANI, R. P. V.; GRATTAPAGLIA, D. Microsatellite markers for heart of palm – *Euterpe edulis* and *Euterpe oleraceae* Mar. (Arecaceae). **Molecular Ecology**, v. 35, p. 294-301, 2001a.

GAIOTTO, F. A.; GRATTAPAGLIA, D.; VENCOSKI, R. Genetic structure, mating system, and long-distance gene flow in heart of palm (*Euterpe edulis* Mar.). **Journal of Heredity**, v. 94, n. 5, p. 399-406, 2001b.

GALETTI, M.; ALEIXO, A. Effects of palm heart harvesting on avian frugivores in the Atlantic rain forest of Brazil. **Journal of applied Ecology**, v. 35, p. 286-293, 1998.

GILES, B. E.; GOUDET, J. A case study of genetic structure in a plant metapopulation. In: HANSKI, I.; GILPIN, M. E. (Ed.). **Metapopulation biology**: ecology, genetics and evolution. San Diego: Academic Press, 1997. p. 429-454.

GILPIN, M. E. The genetic effective size of a metapopulation. In: HANSKI, I.; GILPIN, M. E.; (Ed.). **Metapopulation dynamics**: empirical and theoretical investigations. London: Academic Press, 1991. p. 165-175.

GOODMAN, S. J. RST CALC: a collection of computer programs for calculating unbiased estimates of genetic differentiation and determining their significance for microsatellite data. **Molecular Ecology**, v. 6, p. 881-885, 1997.

GRANT, V. Gene flow and the homogeneity of species populations. **Biologisches Zentralblatt**, v. 99, p. 157-169, 1980.

HALL, P.; WALKER, S.; BAWA K. S. Effect of forest fragmentation on genetic diversity and mating system in tropical tree, *Pithecelobium elegans*. **Conservation Biology**, v. 10, n. 2, p. 757-768, 1996.

HAMRICK, J. L.; LOVELESS, M. D. The influence of seed dispersal mechanism on the genetic structure of plant populations. In: ESTRADA, A.; FLEMING, T. H. (Ed.). **Frugivores and seed dispersal**. Dordrecht: Dr. Junk Publ., 1986. p. 211-223.

HAMRICK, J. L.; NASON, J. D. Gene flow in forest trees. In: YOUNG, A.G., BOSHIER, D.; BOYLE, T. J. (Ed.). **Forest conservation genetics: principles and practice**. Collingwood: CSIRO Publ., 2000. p. 91-90.

HANSKI, I.; SIMBERLOFF, D. The metapopulation approach, its history, conceptual domain and application to conservation. In: HANSKI, I.; GILPIN, M. E. (Ed.). **Metapopulation biology: ecology, genetics and evolution**. San Diego: Academic Press, 1997. p. 5-26.

HARTL, D. L.; CLARCK, A. G. **Principles of population genetics**. Sunderland: Sinauer Associated, 1997. 542 p.

HASTINGS, A.; HARRISON, S. Metapopulation dynamics and genetics. **Annual Review in Ecology and Systematics**, v. 25, p. 167-188, 1994.

HOLT, R. D. Population dynamics in two patch environments: some anomalous consequences of an optimum habitat distribution. **Theoretical Population Biology**, v. 28, p. 181-208, 1985.

HENDERSON, A. The genus *Euterpe* in Brazil. In: REIS, M. S.; REIS, A. (Ed.). ***Euterpe edulis* Martius – (palmitreiro): biologia, conservação e manejo**. Itajaí: Herbário Barbosa Rodrigues, 2000. p. 1-22.

HOWE, H. F.; SMALLWOOD, J. Ecology of seed dispersal. **Annual Review in Ecology and Systematics**, v. 13, p. 201-228, 1982.

HOWE, H. F. The implications of seed dispersal by animals for tropical reserve management. **Biological Conservation**, v. 30, n. 3, p. 261-282, 1986.

FUNDACAO INSTITUTO ESTADUAL DE FLORESTAS. **Reserva da biosfera da Mata Atlântica**. Rio de Janeiro, 1994. Mapa escala 1: 400.000. Programa Nacional do Meio Ambiente - PNMA (Sub-componente Mata Atlântica). Convênio Ministério do Meio Ambiente-IBAMA/SEMAM-IEF. Interpretação feita por Ney Pinto Tavares, pesquisador da EMBRAPA-CNPq.

JANZEN, D. H. Herbivores and the number of tree species in tropical forests. **American Naturalist**, v. 104, p. 501-528, 1970.

LEE, S. W.; WICKNESWARI, R.; MAHANI, M. C.; ZAKRI, A. H. Mating system parameters in a tropical tree species *Shorea leprosula* Miq. (Dipterocarpaceae), from Malaysian lowland dipterocarp forest. **Biotropica**, v. 32, p. 693-702, 2000.

LEVEY, D. J.; MOERMOND, T. C.; DENSLOW, J. S. Frugivory: an overview. In: McDADE, L. A.; BAWA, K. S.; HESPENHEIDE, H. A.; HARTSHORN, G. S. (Ed.). **La selva: ecology and natural history of a neotropical rain forest**. Chicago: University of Chicago Press, 1994. p. 282-294.

LEWIS, P. O.; ZAYKIN, D. **GDA - Genetic Data Analysis**: version 1.0 (d12) for windows. Albuquerque: The University of New Mexico, 1999. 39 p.

LIMA, H.; MORIM, M. P.; GUEDES-BRUNI, R. R. Estudos florísticos em Unidades de Conservação: a experiência do Jardim Botânico do Rio de Janeiro na Reserva Ecológica de Macaé de Cima, Nova Friburgo, Rio de Janeiro. In: CONGRESSO NACIONAL DE BOTANICA, 50., 1999, Blumenau. **Programa e resumos**. Blumenau: FURB, 1999. p. 306-307.

LORENZI, H. **Árvores brasileiras: manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas nativas do Brasil**. Nova Odessa: Instituto Plantarum, 2002. v. 1, 385 p.

MANTOVANI, A. Fenologia e aspectos da biologia floral de uma população de *Euterpe edulis* na Floresta Atlântica do Sul do Brasil. 1998. 66 f. **Dissertação (Mestrado) – UNESP, Rio Claro**.

MANTOVANI, A.; MORELLATO, P. Fenologia da floração, frutificação, mudança foliar e aspectos da biologia floral do palmito. In: REIS, M. S.; REIS, A. (Ed.). ***Euterpe edulis* Martius – (palmito): biologia, conservação e manejo**. Itajaí: Herbário Barbosa Rodrigues, 2000. p. 23-38.

MARSHALL, T. T.; SLATE, J.; KRULK, L. E. B.; PEMBERTON, J. M. **Statistical confidence for likelihood based paternity inference in natural populations**. *Molecular Ecology*, v. 48, p. 475-279, 1998.

MEFFE, G. K.; CARROLL, C. R. **Principles of conservation biology**. Sunderland: Sinauer Associates, 1994. 600 p.

MILLS, L. S.; ALLENDORF, F. W. The one-migrant-per-generation rule in conservation and management. **Conservation Biology**, v. 6, p. 1509-1518, 1996.

MURAWSKI, D. A.; DAYANANDAN, B.; BAWA, K. S. Outcrossing rates of two endemic *Shorea* species from Sri Lankan tropical rain forest. **Biotropica**, v. 26, n. 1, p. 23-29, 1994.

MURAWSKI, D. A.; HAMRICK, J. L. The effect of the density of flowering individuals on the mating systems of nine tropical tree species. **Heredity**, v. 67, p. 167-174, 1991.

PACHECO, L. F.; SIMONETTI, J. A. Genetic structure of a mimosoid tree deprived of its seed disperser, the spider monkey. **Conservation Biology**, v. 1, p. 1766-1775, 2000.

PATTERSON, B.; VAILLANCOURT, R. E.; POTTS, B. M. Eucalypts seed collectors: beware of sampling seedlots from low in the canopy!. **Australian Forestry**, v. 64, n. 3, p. 139-142, 2001.

PAINE, R. T. Food web complexity and species diversity. **American Naturalist**, v. 100, p. 65-75, 1966.

PIJL, L. van der. **Principles of dispersal in higher plants**. Berlin: Springer-Verlag, 1972. 215 p.

PAULILO, M. T. Ecofisiologia de plântulas e plantas jovens de *Euterpe edulis*: comportamento em relação a variação de luz.). In: REIS, M. S.; REIS, A. (Ed.). ***Euterpe edulis* Martius – (palmiteiro): biologia, conservação e manejo**. Itajaí: Herbário Barbosa Rodrigues, 2000. p. 93-105.

PULLIAM, H. R. Sources, sinks, and population regulation. **American Naturalist**, v. 132, p. 652-661, 1988.

PULLIAM, H. R.; DUNNING, J. B. Demographic processes: Population dynamics in heterogeneous landscapes. In: Meffe, G.K. & Carroll, C.R. **Principles of conservation Biology**. Sunderland: Sinauer Associates, 1994. p. 209-236.

QUEIROZ, M. H. Biologia do fruto, da semente e da germinação do Palmiteiro (*Euterpe edulis* Martius). In: REIS, M. S.; REIS, A. (Ed.). ***Euterpe edulis* Martius – (palmiteiro): biologia, conservação e manejo**. Itajaí: Herbário Barbosa Rodrigues, 2000. p. 39-59.

REIS, A. **Dispersão de sementes de *Euterpe edulis* Martius (Palmae) em uma floresta ombrófila densa montana da encosta atlântica em Blumenau-SC**. 1995. 154 f. Tese (Doutorado) - Instituto de Biologia, UNICAMP, Campinas.

REIS, A.; KAGEYAMA, P. Y.; REIS, M. S.; FANTINI, A. Demografia de *Euterpe edulis* Martius (Arecaceae) em uma floresta ombrófila densa , em Blumenau – SC. **Sellowia**, n. 45-48, p. 13-45, 1996.

REIS, A.; KAGEYAMA, P. Y. Dispersão de sementes de *Euterpe edulis* Martius. In: REIS, M. S.; REIS, A. (Ed.). ***Euterpe edulis* Martius – (palmiteiro): biologia, conservação e manejo**. Itajaí: Herbário Barbosa Rodrigues, 2000. p. 60-92.

REIS, M. S. **Distribuição e dinâmica da variabilidade genética em populações naturais de palmiteiro (*Euterpe edulis* Martius)**. 1996. 210 f. Tese (Doutorado) - Instituto de Genética, ESALQ, Piracicaba.

REIS, M. S.; GUIMARÃES, E.; OLIVEIRA, G. P. Estudos preliminares da biologia reprodutiva do palmiteiro (*Euterpe edulis*) em mata residual do Estado de São Paulo. In: CONGRESSO FLORESTAL PANAMERICANO, 1.; CONGRESSO FLORESTAL BRASILEIRO, 7., 1993, Curitiba. **Floresta para o desenvolvimento: política, ambiente, tecnologia e mercado: anais**. São Paulo: SBS; [S.l.]: SBEF, 1993. v. 1, p. 358-360.

REIS, M. S.; CONTE, R.; NODARI, R. O.; FANTINI, A. C.; REIS, A.; MANTOVANI, A.; MARIOT, A. Manejo sustentável e produtividade do palmiteiro (*Euterpe edulis* Martius Arecaceae). In: REIS, M. S.; REIS, A. (Ed.). ***Euterpe edulis* Martius – (palmiteiro): biologia, conservação e manejo**. Itajaí: Herbário Barbosa Rodrigues, 2000a. p. 202-224.

REIS, M. S.; GUERRA, M. P.; NODARI, R. O.; REIS, A.; RIBEIRO, R. J. Distribuição geográfica e situação atual das populações na área de ocorrência de *Euterpe edulis* Martius. In: REIS, M. S.; REIS, A. (Ed.). *Euterpe edulis* Martius – (palmiteiro): biologia, conservação e manejo. Itajaí: Herbário Barbosa Rodrigues, 2000b. p. 324-335.

REIS, M. S.; KAGEYAMA, P. Y.; GUIMARÃES, E.; NODARI, R. O.; FANTINI, A. C.; MANTOVANI, A.; VENCOSKI, R. Variação genética em populações naturais de *Euterpe edulis* Martius na floresta ombrófila densa. In: REIS, M. S.; REIS, A. (Ed.). *Euterpe edulis* Martius – (palmiteiro): biologia, conservação e manejo. Itajaí: Herbário Barbosa Rodrigues, 2000c. p. 131-149.

RIBEIRO, R. J.; ODORIZZI, J. Um caso de manejo em regime sustentado do palmiteiro na fazenda Nova Trieste Eldorado – SP. In: REIS, M. S.; REIS, A. (Ed.). *Euterpe edulis* Martius – (palmiteiro): biologia, conservação e manejo. Itajaí: Herbário Barbosa Rodrigues, 2000. p. 245-255.

RIDGWAY, T. Allozyme electrophoresis stills represents a powerful technique in the management of coral reefs. *Biodiversity and Conservation*, v. 14, p. 135-149. 2005.

RITLAND, K. **Multilocus mating system program MLTR**. Version 1.1. University of British Columbia, Canadá. 1994. Free program distributed by the authors over the Internet. Disponível em: <http://genetics.forestry.ubc.ca/ritland/programs.html#mating_system>. Acesso em: 10 ago. 2007

RITLAND, K. Correlated matings in the partial selfer *Mimulus guttatus*. *Evolution*, v. 43, n. 4, p. 848-859. 1989.

RITLAND, K.; JAIN, S. A model for the estimation of outcrossing rate and gene frequencies using independent loci. *Heredity*, v. 47, p. 35-52, 1981.

SEBBENN, A. M. Número de árvores matrizes e conceitos genéticos na coleta de sementes para reflorestamentos com espécies nativas. *Revista do Instituto Florestal*, v. 14, n. 2, p. 115-132, 2002.

SEBBENN, A. M.; KAGEYAMA, P. Y.; SIQUEIRA, A. C. M. F.; ZANATTO, A. C. E. Taxa de cruzamento em populações de *Cariniana legalis* (Mart.) O. Ktze.: implicações para a conservação e o melhoramento genético. *Scientia Forestalis*, v. 58, p. 25-40, 2000.

SEBBENN, A. M.; KAGEYAMA, P. Y.; VENCOSKI, R. Estrutura genética de subpopulações de *Genipa americana* L. (Rubiaceae) em mata ciliar a partir de isoenzimas. *Revista do Instituto Florestal*, v. 10, n. 1, p. 95-108, 1998.

SEBBENN, A. M.; KAGEYAMA, P. Y.; VENCOSKI, R. Variabilidade genética, sistema reprodutivo e estrutura genética espacial em *Genipa americana* L. através de marcadores isoenzimáticos. *Scientia Forestalis*, v. 53, p. 15-30, 1998b.

SEBBENN, A. M.; SEOANE, C. E. S.; KAGEYAMA, P. Y.; LACERDA, C. M. B. Estrutura genética em populações de *Tabebuia cassinoides*: implicações para o manejo florestal e a conservação genética. *Revista do Instituto Florestal*, v.13, p. 99-113, 2001.

SEOANE, C. E. S. **Efeitos da fragmentação florestal em populações de guarantã - *Esenbeckia leiocarpa* Engl., um exemplo de espécie arbórea tropical climática de distribuição agregada.** 1998. 221 f. Dissertação (Mestrado) - Instituto de Biologia, UNICAMP, Campinas.

SEOANE, C. E. S.; SEBBENN, A. M.; KAGEYAMA, P. Y. Efeitos da fragmentação florestal em populações de *Esenbeckia leiocarpa* Engl. **Scientia Forestalis**, v. 57, p. 123-139, 2000a.

SEOANE, C. E. S.; SEBBENN, A. M.; KAGEYAMA, P. Y. Sistema de cruzamento em *Esenbeckia leiocarpa* Engl. **Revista do Instituto Florestal**, v. 13, n. 1, p. 19-26, 2000b.

SEOANE, C. E. S.; KAGEYAMA, P. Y.; RIBEIRO, A.; SEBBENN, A. M. **Genética de metapopulações do palmitero Jussara (*Euterpe edulis* Martius) em fragmentos florestais.** [S.l.:s.n., 2008a?]. Em fase de elaboração.

SEOANE, C. E. S.; PAOLINETTI, V. D. W. **Metodologia para a implantação de corredores ecológicos de unidades de conservação: 1 - Capacidade de conservação de diversidade biológica de fragmentos florestais da Mata Atlântica.** [S.l.: s.n., 2008b?]. Em fase de elaboração.

SLATKIN, M. Gene flow in natural populations. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 16, p. 393-430, 1985.

SOULÉ, M. A. Thresholds for survival: maintaining fitness and evolutionary potential. In: SOULÉ, M. A.; WILCOX, B. A. (Ed.). **Conservation biology: an evolutionary-ecological perspective.** Sunderland: Sinauer Associates, 1980. p. 151-169.

SOUZA, L. M. I.; KAGEYAMA, P. Y.; SEBBENN, A. M. Sistema de reprodução em *Chorisia speciosa*. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 26, p. 113-121, 2003.

STACEY, P. B.; JOHNSON, V. A.; TAPER, M. L. Migration within metapopulations: the impact upon local population dynamics In: HANSKI, I.; GILPIN, M. E. (Ed.) **Metapopulation biology: ecology, genetics and evolution.** San Diego: Academic Press, 1997. p. 267-292.

TEMPLETON, A. R.; SHAW, K.; ROUTMAN, E.; DAVIS, S. K. The genetics consequences of habitat fragmentation. **Annual Review of the Missouri Botanical Gardens**, v. 77, p. 13-27, 1990.

TERBORGH, J. Keystone plant resources in tropical forests. In: SOULÉ, M. E. (Ed.), **Conservation biology: the science of scarcity and diversity.** Sunderland: Sinauer Associates, 1986. p. 330-44.

WANG, J. Application of the one-migrant-per-generation rule to conservation and management. **Conservation Biology**, v. 18, n. 2, p. 332-343, 2004.

WATKINSON, A. R.; SUTHERLAND, W. J. Sources, sinks and pseudosinks. **Journal of Animal Ecology**, v. 64, p. 126-130, 1995.

WEIR, B. S. **Genetic data analysis II**: methods for discrete population genetic data. . Sunderland: Sinauer Associates, 1996. 445 p.

WICKNESWARI, R.; MAHANI, M. C.; ZAKRI, A. H. Mating systems parameters in a tropical tree species, *Shorea leprosula* Miq. (Dipterocarpaceae), from Malaysian lowland dipterocarp forest. **Biotropica**, v. 40, p. 693–702, 2000.

WORKMAN, P.; NISWANDER, J. L. Population studies on southwestern indian tribes. II. Local genetic differentiation in the Papago. **American Journal Human Genetic**, v. 22, p. 24-49, 1970.

WRIGHT, S. Evolution in Mendelian populations. **Genetics**, v. 16, p. 97-259, 1931.

WRIGHT, S. The interpretation of population structure by *F*-statistics with special regard to systems of mating. **Evolution**, v. 19, p. 395-420, 1965.

YOUNG, A. G.; BOSHIER, D.; BOYLE, T. J. **Forest conservation genetics**: principles and practice. Collingwood: CSIRO Publ., 2000. 352 p.

YOUNG, A. G.; BOYLE, T. J.; BROWN, T. The population genetic consequences of habitat fragmentation for plants. **Tree**, v. 11, n. 10, p. 413-418, 1996.

ANEXOS

Anexo 1. Freqüências alélicas, índice de fixação (\hat{F}_{ST}) entre pólen e óvulos, tamanho amostral (n) e teste de qui-quadrado (χ^2) para duas populações de *E. edulis*.

Loco	Alelo	População Isolada					População Contínua				
		Pólen	Óvulos	\hat{F}_{ST}	n	χ^2	Pólen	Óvulos	\hat{F}_{ST}	n	χ^2
EE05	1	0,606	0,833	0,046	48	31,17** (7)	0,557	0,722	0,028	82	23,09** (4)
	2	0,089	0,000				0,331	0,167			
	3	0,022	0,000				0,014	0,056			
	4	0,089	0,000				0,029	0,056			
	5	0,022	0,000				0,042	0,000			
	6	0,067	0,000				0,028	0,000			
	7	0,061	0,167				0,000	0,000			
	8	0,044	0,000				0,000	0,000			
EE15	1	0,112	0,000	0,036	47	23,89** (7)	0,077	0,056	0,007	64	6,35 (7)
	2	0,025	0,083				0,087	0,056			
	3	0,195	0,083				0,154	0,167			
	4	0,090	0,083				0,232	0,333			
	5	0,368	0,583				0,071	0,056			
	6	0,025	0,083				0,242	0,222			
	7	0,157	0,000				0,085	0,000			
	8	0,027	0,083				0,051	0,111			
EE23	1	0,062	0,083	0,008	52	3,20 (4)	0,143	0,000	0,032	73	32,42** (7)
	2	0,179	0,167				0,078	0,333			
	3	0,066	0,083				0,165	0,222			
	4	0,103	0,000				0,200	0,222			
	5	0,591	0,667				0,104	0,056			
	6	0,000	0,000				0,032	0,056			
	7	0,000	0,000				0,118	0,056			
	8	0,000	0,000				0,161	0,056			
EE45	1	0,020	0,167	0,016	54	12,25 (7)	0,187	0,278	0,015	56	11,89 (7)
	2	0,120	0,000				0,122	0,111			
	3	0,070	0,167				0,039	0,000			
	4	0,187	0,167				0,127	0,056			
	5	0,377	0,333				0,175	0,111			
	6	0,140	0,083				0,086	0,167			
	7	0,020	0,000				0,047	0,167			
	8	0,065	0,083				0,218	0,111			
EE48	1	0,062	0,167	0,023	41	12,94 (7)	0,532	0,722	0,037	50	25,97** (6)
	2	0,123	0,083				0,082	0,000			
	3	0,100	0,167				0,197	0,000			
	4	0,079	0,000				0,086	0,111			
	5	0,000	0,083				0,051	0,056			
	6	0,000	0,083				0,036	0,056			
	7	0,132	0,083				0,000	0,056			
	8	0,505	0,333				0,016	0,000			
EE54	1	0,297	0,417	0,012	26	3,76 (7)	0,116	0,056	0,006	70	5,39 (6)
	2	0,086	0,083				0,025	0,056			
	3	0,038	0,000				0,095	0,056			
	4	0,077	0,000				0,658	0,611			
	5	0,000	0,083				0,053	0,056			
	6	0,463	0,417				0,054	0,111			
	7	0,038	0,000				0,000	0,056			

() = graus de liberdade.

** $P < 0,01$.

Anexo 2. Análise de paternidade de plântulas de duas populações de *E. edulis.*, considerando o pool gênico do conjunto de adultos das subpopulações amostradas.

População Isolada						População Contínua					
Plântulas	Probab.	Parental	LOD	Delta	C.	Plântulas	Probab.	Parental	LOD	Delta	C.
1	0,062	2	0,717	0,430	-	1	0,143	36	1,11	0,00	-
2	0,006	11	1,527	0,617	+	2	0,116	40	1,47	0,13	-
3	0,027	17	1,557	0,463	+	3	0,019	71	2,27	0,72	-
4	0,000	15	1,059	0,145	-	4	0,081	49	1,00	0,01	-
5	0,000	25	1,460	0,141	-	5	0,006	66	0,72	0,02	-
6	0,001	18	1,001	0,283	-	6	0,036	49	1,10	0,59	-
7	0,014	16	0,911	0,059	-	7	0,008	57	1,31	0,34	-
8	0,054	22	2,406	0,205	-	8	0,038	56	1,66	0,25	-
9	0,002	15	1,167	0,087	-	9	0,010	48	1,14	0,39	-
10	0,013	22	2,180	0,479	+	10	0,004	71	1,41	0,30	-
11	0,003	7	1,375	0,027	-	11	0,031	58	1,88	0,23	-
12	0,009	7	1,441	0,222	-	12	0,052	37	1,62	0,66	-
13	0,008	24	1,851	0,419	-	13	0,049	68	1,06	0,19	-
14	0,002	30	0,900	0,089	-	14	0,059	58	2,58	1,05	+
15	0,023	20	3,121	1,194	-	15	0,181	71	1,79	0,67	-
16	0,023	21	2,063	0,284	-	16	0,000	39	1,09	0,26	-
17	0,013	21	2,486	0,363	-	17	0,016	72	1,37	0,56	-
18	0,029	21	2,379	1,033	+	18	0,067	71	1,01	0,38	-
19	0,002	29	1,637	0,001	-	19	0,147	56	1,80	0,05	-
20	0,017	17	1,789	0,759	+	20	0,005	36	1,16	0,05	-
21	0,002	29	3,544	1,881	*	21	0,030	56	1,37	0,13	-
22	0,001	23	2,587	1,132	+	22	0,006	66	1,85	0,22	-
23	0,001	27	1,737	0,942	+	23	0,002	53	1,67	0,09	-
24	0,001	27	1,768	0,559	+	24	0,058	71	1,80	0,70	-
25	0,017	17	2,606	0,911	+	25	0,068	40	1,47	0,38	-
26	0,004	14	2,027	0,528	+	26	0,093	72	2,02	0,47	-
27	0,134	5	1,843	0,075	-	27	0,062	75	2,08	0,49	-
28	0,008	22	0,714	0,064	-	28	0,011	36	0,88	0,14	-
29	0,002	29	3,078	0,138	-	29	0,035	71	1,20	0,36	-
30	0,011	33	1,735	0,208	-	30	0,010	63	0,79	0,28	-
31	0,000	17	0,965	0,569	+	31	0,010	72	1,69	0,24	-
32	0,016	7	0,778	0,068	-	32	0,037	63	1,55	0,59	-
33	0,009	16	1,907	0,293	-						
34	0,028	32	2,748	1,486	+						
35	0,003	7	1,520	0,372	-						
36	0,018	26	1,611	0,031	-						
37	0,037	6	1,165	0,020	-						
38	0,046	30	1,681	0,067	-						
39	0,030	33	1,053	0,269	-						
40	0,001	32	3,077	0,698	+						
41	0,013	11	3,339	1,632	*						
42	0,026	16	1,958	1,094	+						
43	0,003	34	1,487	0,957	+						
44	0,019	24	1,057	0,528	+						
45	0,004	2	0,777	0,077	-						
46	0,000	34	1,125	0,356	-						
47	0,025	32	1,812	1,060	+						

* = paternidade determinada em $P < 0,05$, delta = 1,93; + = paternidade determinada em $P < 0,02$, delta = 0,95;

- = sem paternidade determinada.

Anexo 3. Análise de paternidade de plântulas da População Isolada de *Euterpe edulis*, separando o pool gênico de cada subpopulação amostrada.

Subpopulação 1						Subpopulação 3					
Plântulas	Probab.	Parental	LOD	Delta	C	Plântulas	Probab.	Parental	LOD	Delta	C
1	0,094	2	-1,28	0,00	-	27	0,070	23	1,92	1,50	+
2	0,080	11	8,99	8,99	-	28	0,187	28	1,16	2,97	-
3	0,010	8	9,99	9,99	-	29	0,001	24	1,45	9,44	-
4	0,029	3	1,07	1,07	-	30	0,001	24	1,70	1,23	+
5	0,000	12	9,91	9,91	-	31	0,018	25	1,64	1,35	+
6	0,253	12	9,05	9,05	-	32	0,007	27	1,18	8,26	-
7	0,048	6	1,49	9,00	-	33	0,133	24	1,03	7,19	-
8	0,000	12	1,36	1,06	-	34	0,323	24	-2,72	0,00	-
9	0,002	12	5,93	5,93	-	35	0,007	22	1,71	1,71	-
10	0,024	8	-1,19	0,00	-	36	0,002	26	3,10	1,43	-
11	0,056	6	6,47	3,02	-	37	0,017	25	2,62	2,62	-
12	0,003	12	1,35	1,25	+	38	0,000	23	2,41	2,41	-
13	0,025	12	1,76	3,62	-	39	0,031	26	1,33	4,71	-
14	0,005	6	1,62	2,09	-	40	0,011	22	9,91	3,70	-
15	0,008	4	1,58	5,69	-	41	0,049	26	3,83	1,73	-
16	0,012	8	1,79	7,57	-	42	0,006	24	-2,46	0,00	-
Subpopulação 2						43	0,020	25	1,66	8,01	-
						44	0,045	22	1,13	1,11	-
						45	0,056	27	1,52	4,48	-
						46	0,028	25	3,31	9,41	-
17	0,001	14	6,15	4,75	-	Subpopulação 4					
18	0,038	17	3,19	1,42	+						
19	0,018	16	1,74	1,14	-	Probab.	Parental	LOD	Delta	C	
20	0,044	17	1,63	1,24	-	47	0,001	29	3,14	7,80	-
21	0,018	18	2,21	3,75	-	48	0,011	30	1,83	1,83	+
22	0,026	18	2,28	1,07	-	49	0,023	30	3,83	3,83	-
23	0,003	14	1,53	1,53	-	50	0,003	29	-1,69	0,00	-
24	0,021	14	1,28	6,60	-	51	0,023	29	-9,24	0,00	-
25	0,001	15	-2,12	0,00	-	52	0,004	30	8,16	8,16	-
26	0,001	20	2,56	1,05	-	53	0,001	29	-4,54	0,00	-
Subpopulação 5											
Plântulas	Probab.	Parental	LOD	Delta	C						
54	0,035	31	1,16	1,16	-						
55	0,005	31	-5,21	0,00	-						
56	0,219	31	9,53	9,53	-						

+ = paternidade determinada em $P < 0,02$, delta = 0,95;

- = sem paternidade determinada.

Anexo 4. Análise de paternidade de plântulas da População Contínua de *Euterpe edulis*, separando o pool gênico de cada subpopulação amostrada.

Subpopulação 1						Subpopulação 5					
Plântulas	Probab.	Parental	LOD	Delta	C	Plântulas	Probab.	Parental	LOD	Delta	C
1	0,170	2	1,02	2,34	-	24	0,151	30	6,09	7,91	-
2	0,200	6	8,50	2,48	-	25	0,005	37	1,38	9,65	-
3	0,123	6	1,10	1,84	-	26	0,061	34	7,94	7,94	-
4	0,020	8	1,70	9,38	-	27	0,003	35	1,52	1,09	-
5	0,103	7	3,79	3,79	-	28	0,030	35	7,99	2,00	-
6	0,202	8	8,82	8,82	-	29	0,329	35	4,60	1,27	-
						30	0,255	34	6,01	1,41	-
Subpopulação 2						31	0,072	34	6,01	9,99	-
Plântulas	Probab.	Parental	LOD	Delta	C	32	0,112	33	1,84	9,04	-
7	0,006	9	5,48	5,48	-	33	0,065	36	2,07	5,91	-
8	0,034	9	2,75	2,75	-	34	0,011	34	5,68	4,22	-
9	0,325	9	1,66	1,66	-	35	0,034	32	1,18	3,60	-
						36	0,013	28	5,19	2,92	-
Subpopulação 4						37	0,245	34	1,03	5,84	-
Plântulas	Probab.	Parental	LOD	Delta	C	38	0,011	33	1,81	1,07	-
16	0,164	24	2,61	1,82	-	39	0,034	37	8,13	5,86	-
17	0,000	23	-8,66	0,00	-						
18	0,017	25	4,42	4,42	-	Subpopulação 3					
19	0,056	24	6,08	1,57	-	Plântulas	Probab.	Parental	LOD	Delta	C
20	0,359	23	6,70	2,56	-	10	0,033	16	7,67	1,25	-
21	0,125	24	1,82	3,08	-	11	0,009	15	1,05	3,19	-
22	0,006	23	1,02	7,38	-	12	0,053	17	4,59	2,87	-
23	0,025	24	1,30	8,74	-	13	0,048	17	8,26	1,71	-
						14	0,061	19	-1,73	0,00	-
						15	0,181	11	4,77	4,77	-

+ = paternidade determinada em $P < 0,02$, delta = 0,95;

- = sem paternidade determinada.